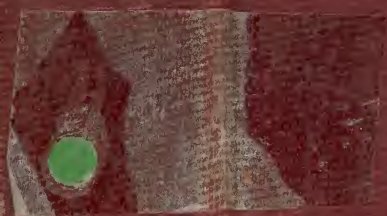


Historic, archived document

Do not assume content reflects current scientific knowledge, policies, or practices.

Folio
77
An 5



LIBRARY

OF THE

UNITED STATES

DEPARTMENT OF AGRICULTURE

Folio

Class 47

Book A n 5

8-1577

Р. С. Ф. С. Р.
НАРОДНЫЙ КОМИССАРИАТ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

(genetics)

ГЕНЕТИКА ДОМАШНЕЙ КУРИЦЫ

Т Р У Д Ы

Аниковской Генетической Станции Наркомзема РСФСР
под редакцией директора Станции проф. Н. К. Кольцова

„НОВАЯ ДЕРЕВНЯ“

Цена **15** рублей, в переплете — **17** руб. **50** коп.

ГЕНЕТИКА ДОМАШНЕЙ КУРИЦЫ



Заказы на все книги по сельскому хозяйству и другим отраслям знания надлежит направлять по адресу:

МОСКВА:
уг. Тверской и Моховой
книжный магазин
„НОВАЯ ДЕРЕВНЯ“

ЛЕНИНГРАД:
ул. Володарского, № 32
книжный склад
„НОВАЯ ДЕРЕВНЯ“

Новые каталоги высылаются бесплатно

R. S. F. S. R.
COMISSARIAT OF AGRICULTURE.

GENETICS OF DOMESTIC FOWL

M e m o i r s
of Anikowo Genetical Station near Moskow.
Edited by Director of the Station N. K. KOLTZOFF.

„NOVAIA DEREVNIA“ EDIT.
Moskow — 1926

Р. С. Ф. С. Р.
НАРОДНЫЙ КОМИССАРИАТ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

ГЕНЕТИКА ДОМАШНЕЙ КУРИЦЫ

Т р у д ы

Аниковской Генетической Станции Наркомзема РСФСР
под редакцией директора Станции проф. Н. К. КОЛЬЦОВА

„НОВАЯ ДЕРЕВНЯ“

Москва — 1926

Отпечатано в типо-литографии
"НОВАЯ ДЕРЕВНЯ"
2-я Рыбинская, д. 3.
Главлит 58.372.
Тираж 1.500.

АВТО
811

ПРЕДИСЛОВИЕ

Когда в начале 1917 года при Московском Обществе Научного Института был учрежден Институт Экспериментальной Биологии и я был избран его директором, то при самом начале организационной работы я счел необходимым обратить особое внимание на постановку опытов по генетике с мелкими лабораторными животными и курами. При городском помещении Института был устроен птичник и были произведены первые скрещивания под наблюдением моих первых ближайших сотрудников — *В. Н. Лебедева* и *Л. П. Кравца*.

Уже ближайшие годы показали невозможность ставить генетические опыты в сколько-нибудь широких размерах в городе и необходимость организации загородной генетической станции. В конце 1918 года было подыскано для этой цели небольшое хозяйство с необходимыми на первое время постройками в 60 верстах от Москвы, в Звенигородском уезде, близ Гидробиологической Станции, устроенной еще в 1910 году *С. Н. Скадовским*. По имени соседней деревни генетическая станция получила название Аниковской. В это время Институт Экспериментальной Биологии вошел в состав Государственного Научного Института Народного Здравоохранения (ГИНЗ). В виду того, что генетика мелких животных не имеет прямого отношения к медицине, будучи связана с нею только через посредство антропогенетики или евгеники, пришлось для обеспечения материальных средств вновь учрежденной станции прибегнуть к иному источнику. На помощь пришла прежде всего Российская Академия Наук через посредство ее комиссии по изучению естественных производительных сил России (КЕПС). При Московском отделении этой комиссии был учрежден генетический отдел (сначала называвшийся отделом птицеводства). На средства этого отдела и содержались со второй половины 1918 года сотрудники, работавшие по генетике, и производились расходы по содержанию и оборудованию станции. В 1919 году была устроена при КЕПС вторая птицеводная станция в Тульской губ., в зоопарке бывш. *А. С. Хомякова*. Заведывание Аниковской станцией было поручено *В. Н. Лебедеву*, Тульской — *А. С. Серебровскому*, а опыты в Москве велись под наблюдением *С. С. Леонтьева*.

В течение 1919 года выяснилась необходимость связать работу обеих станций с отделом животноводства Наркомзема, так как только через посредство последнего можно было обеспечить разводимых на станциях животных необходимым фуражем. Отдел животноводства очень внимательно отнесся к новому делу и оценил практическое значение опытов по генетике сельско-хозяйствен-

ных животных для развития русского животноводства. Весной 1921 года Тульская генетическая станция со всем инвентарем переводится в Аниково. С этого времени участие трех учреждений, при содействии которых была учреждена Аниковская станция, распределяется следующим образом. Отдел животноводства Наркомзема содержит все хозяйство Аниковской станции и обеспечивает ее техническим персоналом; генетический отдел КЕПС Российской Академии Наук дает средства на штаты научных работников, работающих на станции; наконец, Институт Экспериментальной Биологии объединяет работу в лице своего директора и несет все расходы по организации и ведению лаборатории и пользуется станцией для генетических опытов с животными, не имеющими сельско-хозяйственной ценности, и для собирания данных по наследственности человека. Таким образом, Аниковская станция является междудеPARTMENTным учреждением и обслуживает научные задания трех Наркоматов.

Непосредственное заведывание станцией находилось в руках проф. *В. Н. Лебедева*, заведующим лабораторией состоял проф. *А. С. Серебровский*. (В 1924 году станция перешла из ведения отдела животноводства в опытный отдел Наркомзема, с соответствующими изменениями в штатах. Заведующим станцией назначен *В. А. Рациборский*). Помимо постоянно живущего на станции персонала, летом для занятий на станцию собирались и другие научные сотрудники; в сезон 1923 года на станции жило около 30 научных работников.

Настоящий выпуск является плодом коллективного труда всей Аниковской станции со времени ее возникновения. И хотя в нем нет статьи *В. Н. Лебедева*, но не подлежит сомнению, что без его активного и порою самоотверженного участия в деле организации станции эти работы не могли бы осуществиться. Я желал бы также упомянуть здесь имена двух сотрудников, отдавших много сил работе по научному разведению кур в первый самый трудный организационный период и скончавшихся в 1919 году: *Л. П. Кравца* и *С. С. Леонтьева*.

Приложенные к настоящему выпуску таблицы изготовлены художниками *А. Н. Мартыновым* и *Н. Н. Львовым*. Оба они соединяют умение владеть кистью со специальными знаниями по зоологии и состоят преподавателями Московского университета. Это совершенно самостоятельная научная работа, которая велась, главным образом, под моим непосредственным руководством с первых лет постановки наших опытов с курами. Рисунки в тексте исполнены *О. В. Епишкиной* и покойной *С. К. Исполатовой*.

* * *

Разведение сельско-хозяйственных животных получило твердую опору лишь с того времени, как возникло современное учение о наследственности,—генетика, т.-е. с начала XX столетия. Но русские животноводы только за самое последнее время ознакомились с успехами этой науки и получили возможность в той или иной степени применять ее достижения к практическому делу улучшения русских пород сельско-хозяйственных животных и выводу новых пород путем отбора лучших представителей каждой или скрещивания с другими испытанными породами. Русское сельское хозяйство обладает огромным богатством в виде бесконечного количества разнообразнейших местных пород лошадей, рогатого скота, в особенности овец, а также домашних птиц. На Всесоюзной Сельско-Хозяйственной Выставке 1923 года было выставлено большое количество местных «беспородных» животных, и получалась ясная картина величайшего разнообразия—может-быть в больших размерах, чем на какой бы то ни было другой выставке во всем мире, так как здесь были выставлены животные с огромного пространства от Владивостока до западно-европейской границы и от Гималаев до Одессы. Согласно современным генетическим воззрениям, эта «беспородность» в значительной мере только кажущаяся. Местные породы обычно не подбираются сознательно по определенным внешним признакам, напр., по масти, по характеру рогов у скота или гребней у кур; но по существенно жизненным свойствам, по приспособленности к местным условиям эти породы, конечно-подобраны длинным, естественным отбором и в отношении выносливости и приспособляемости к местному хозяйственному укладу могут быть даже выше тех или иных лучших заграничных пород. Для кавказского горца выставочная тяжелая симментальская порода не заменит его маленькой коровенки, которая легко карабкается по скалам и достаточно неприхотлива. Задача животновода, подходящего к проблеме улучшения животноводства с научной точки зрения, заключается не в том, чтобы всюду во что бы то ни стало вводить лучшие заграничные породы, уничтожая местные, мало-культурные, а в том, чтобы прежде всего изучить эти местные породы с генетической стороны и, не стесняясь пестротой их внешних признаков, оценить их наследственные достоинства и недостатки; если первые окажутся достаточно существенными, то попытаться закрепить их, устранив недостатки и влив недостающие ценные качества—путем ли подбора наиболее ценных представителей данной породы, или же путем осторожного, обдуманного скрещивания с хорошо изученными стойкими породами.

Эта работа генетического изучения местных пород сельско-хозяйственных животных должна быть проведена в широком масштабе по всему СССР и притом возможно скорее, так как запоздание грозит привести к полной, невосстановимой гибели очень ценного в хозяйственном отношении материала. Последние годы войны, революции и голода уже вычеркнули, вероятно, из списка русских пород немало ценного материала; а на его богатства обращают большое внимание и иностранцы. Так, каракулевые овцы вывезены из России в Западную Европу, Африку и Америку и подверглись уже здесь обстоятельному генетическому анализу, между тем как мы сами при изо-

билии материала сделали еще очень мало для научного изучения этой ценной породы. Генетические опытные станции, в роде нашей Аниковской, должны быть в самом скором времени организованы во всех крупных русских центрах животноводства.

Недостаток средств и особенно трудные хозяйственные условия того времени, когда создавалась Аниковская опытная станция, заставили нас при выборе материала остановиться на курах. Но мы полагаем, что результаты наших исследований не только представляют интерес для лиц, заинтересованных этой областью мелкого животноводства, но могут послужить примером для генетического обследования всякой другой группы сельско-хозяйственных животных, так как основные формы генетического анализа для всех родов животных, вообще говоря, одни и те же.

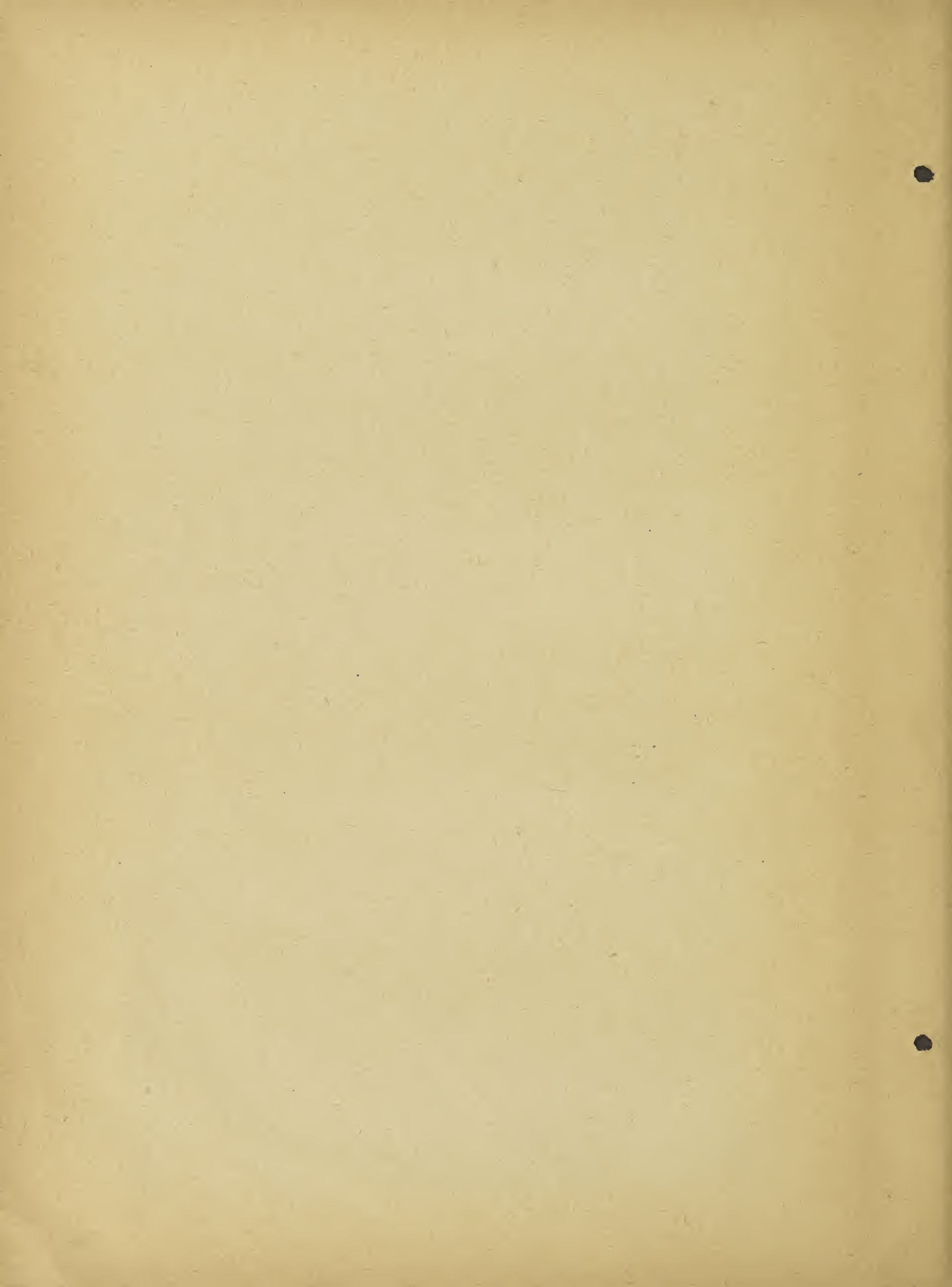
В основу своих исследований мы положили изучение двух типичных русских пород кур—орловских и павловских. Из всех русских кур эти две расы наиболее заслуживают названия настоящих пород, так как они отбирались, очевидно, не только бессознательно, но и сознательно охранялись от скрещивания и даже подвергались специальному подбору. Обе эти породы имеют, несомненно, древнее происхождение и, может-быть, являются остатками, наприм., тех азиатских кур, которые распространялись из Азии в Европу вместе с человеком через Россию. Орловские куры обнаруживают древность своего происхождения наиболее полным генотипом своего ореховидного гребня и родственны малайским и гилянским бойцовым, хотя у нас, в центральной области СССР, утратили свой бойцовый характер. Русские птицеводы почему-то смотрят на них как на декоративную породу, но вряд ли с этим можно согласиться. Не задолго перед войной орловцами заинтересовались и в Западной Европе, куда они были вывезены. В Англии во время войны обнаружилось даже настоящее увлечение русскими Mahagani Orloffs, и в птицеводных журналах 1916—17 г.г. можно было почти в каждом номере видеть объявления с предложением этих птиц и заметки по поводу их хозяйственных качеств, нередко с самой высокой оценкой. Весьма вероятно, что Англия обладает в настоящее время гораздо большим количеством чистокровных орловцев, чем СССР. У нас эта порода почти перевелась. На выставках, имевших место в Москве, с 1918 года ни одного полного гнезда орловцев выставлено не было. Организованные нами осенью 1923 года экспедиции в Нижний-Новгород и Павловское, откуда мы получили наших первых производителей, обнаружили, что эти птицы перевелись почти во всех хозяйствах, где их разводили ранее. Были обнаружены случаи самого варварского отношения к последним остаткам этой редкой породы. Целый завод племенных орловцев был с'еден за зиму 1922 года, и семья, оказавшаяся вынужденной истребить таким образом все свое птицеводное хозяйство, своим горьким опытом убедились в высоких мясных качествах этой породы. Необходимы дальнейшие розыски остатков этой породы в СССР, или же нам придется обратиться к обратному ввозу их из Англии, так как хозяйственная ценность породы не может быть окончательно установлена на потомстве тех немногих случайных производителей, которых нам удалось достать в 1917 и 1918 г.г., а также в 1923 году в Нижегородской губ.

Павловские куры принадлежат также, как и орловские, к чисто русской и в то же время очень древней расе; немецкие исследователи считают павловскую самой древней из всех хохлатых кур, и они обладают такими генами, которых нет ни в одной хохлатой расе (сплюснутый с боков хохол и своеобразно оперенные ноги). В Европе этих птиц знают мало. Русские птицеводы, столь пристрастные к новым расам, выведенным за границей, также по большей части мало обращали внимания на собственных павловцев. Декоративные качества этой породы—мундир и своеобразие внешней формы—весьма привлекательны. По тем немногим экспериментам, которые были получены в нашем рассаднике, можно заключить о хорошей носкости этой породы, но яйца у наших экземпляров развивались плохо, а потому чистокровные павловцы у нас совсем перевелись. Попытка достать новых производителей в Нижегородской губернии, откуда были получены первые экземпляры, не удалась, так как там эта порода также вывелась за эти годы. По отзывам некоторых птицеводов, выдавших большое количество павловцев, разводимых на Урале, там эта порода считалась очень ценной в хозяйственном отношении. Надо надеяться, что там порода эта еще сохранилась, но точных сведений об этом у нас нет.

В виду небольшого количества производителей, мы не могли заняться скрещиванием различных представителей в пределах этих исчезающих пород и поставить задачу улучшения их качеств путем отбора. Вся работа велась путем скрещивания орловцев и павловцев с представителями других пород для проведения их генетического анализа. Как мы вели этот анализ и какие результаты были

при этом получены, видно из опубликованных в настоящем выпуске исследований. Генетический анализ «мундира» курицы и вообще ее внешних признаков нам удалось провести глубже, чем это было сделано до настоящего времени в Европе и Америке (работы А. С. Сребровского). Приступлено также к совершенно новой проблеме изучения химических наследственных свойств курицы. Первая работа из этой серии—содержание в крови каталазы (Н. Г. Савич)—печатается в настоящем выпуске; уже получены интересные результаты по группировке кур по агглютинативным свойствам крови, и ряд исследований по другим свойствам крови (величина эритроцитов и пр.) находятся в периоде разработки. Весьма вероятно, что дальнейшая разработка наследственных свойств крови позволит подойти к вопросу о происхождении хозяйственно полезных наследственных признаков: яйценоскости, мясности и резистентности. Сосредоточить главное внимание на хозяйственных признаках нам, кроме новизны научной проблемы, мешало также отсутствие в нашем питомнике производителей с особенно высокими хозяйственными признаками. Мы надеемся, что в будущем нам удастся выпустить из заграничных генетических станций проверенных производителей с особенно высокой яйценоскостью или отыскать таких производителей в русских хозяйствах. Тогда можно будет при имеющемся у нас опыте и уже полученных данных по генетическому анализу кур поставить практическую задачу: связать высокую яйценоскость с выносливостью и с определенным «мундиром», который в виде ясной фабричной марки должен лишь свидетельствовать о хозяйственных качествах данной породы.

Н. К. КОЛЬЦОВ.



А. С. Серебровский.

**ИССЛЕДОВАНИЕ
ПО ГЕНЕТИКЕ КУРИЦЫ**

ВВЕДЕНИЕ

Исследование генетики домашней курицы имеет во-первых выдающееся научное значение, а во-вторых—не меньшее значение и прикладное. В этом прикладном значении мы также можем различить две стороны—теоретически-прикладную, поскольку подлежит выяснению вопрос о приложимости идей современной генетики к животноводству, и практически-прикладную, поскольку нужно вести улучшение пород кур, пользуясь этими идеями.

Широкое теоретическое значение исследования генетики курицы определяется тем, что после мухи дрозофилы курица по праву занимает второе место в качестве объекта, богатого разнообразными и менделирующими признаками и в то же время удобного для экспериментов, чего нельзя сказать, напр., о еще более богатой менделирующими признаками собаке, пригодной для экспериментов в гораздо меньшей степени. Богатейший ряд идей, развитый исследователями дрозофилы, во главе с Морганом, до сего времени остается необобщенным, так как дрозофила продолжает занимать одинокое место по степени своей изученности в генетическом отношении. И очередной задачей генетики стоит—выяснить, насколько идеи морганизма общи, насколько в праве мы признавать их учением о механике наследственности вообще, а не только о механике наследственности дрозофилы, или в лучшем случае мух. Решить этот первостепенной важности вопрос можно только на объектах, позволяющих наблюдать одновременно менделирование многих признаков. Для этого в свою очередь необходимо, чтобы объект был богат наследственными, уже менделирующими признаками, и, кроме того, достаточно изучен, проанализирован и удобен для экспериментов.

Таким объектом на втором месте после дрозофилы бесспорно стоит курица, с ее громадным разнообразием пород и рас и с уже длинным списком исследованных генов, с рядом явлений того же порядка, как и явления наследственности у дрозофилы. Вопросы о распределении генов курицы в группы, соответственно числу хромозом, о расположении генов курицы в том или ином порядке, ряд вопросов из области механики хромозом, определения пола и пр.—вот некоторые из многих серьезнейших вопросов современной теоретической генетики, к решению которых или, по крайней мере, к постановке на очередь которых мы уже подошли при работах с курицей. И то, что при этом намечается значительный параллелизм явлений между курицей, с одной стороны, и удаленной от нее почти на противоположный конец животного мира дрозофилой—с другой, обещает показать столь широкое значение идей Моргана, что может-быть скоро мы будем спокойно говорить об универсальности их для всего животного и вероятно и растительного царства.

Однако, возможность приложения идей морганизма к тем животным, с которыми работает сельский хозяин и заводчик, ставит, по крайней мере теоретически, все учение и всю проблему разведения животных на столь необычный фундамент, что мы можем говорить о полном перевороте всего учения о разведении. Несколько слов о дрозофиле пояснят сказанное.

Более чем десятилетние исследования этой мухи сотрудниками Моргана и им самим познакомили нас с длинным рядом наследственных признаков этой мухи,

охвативших самые разнообразные стороны морфологии и физиологии ее. В настоящее время список генов дрозофилы достигает цифры около 400, а в действительности может быть еще длиннее, так как множество генов оказываются незаметными или малозаметными по внешним признакам своего проявления, и их регистрация требует особых приемов. Среди этих 400 генов, помимо множества относящихся к окраске, деталям строения крыла и пр., которые могут быть названы признаками, индифферентными в хозяйственном отношении, имеется не меньшее количество генов, затрагивающих самые существенные стороны организации и отправления организма этой мухи. И поскольку дрозофила может быть уподоблена «домашнему животному», постольку множество этих генов имеет «первенствующее хозяйственное значение» и представляет для «дрозофиловода» выдающийся интерес. Многие гены касаются величины тела и силы роста, являются так или иначе полезными мухе, предохраняя, например, ее от прилипания к той пище, на которой она живет (ген *Curly*). Другие влияют роковым образом на плодовитость, вполне или частично стерилизуя самок или самцов, или оба пола. Множество генов оказывается «летальными», т.-е. губительно отражающимися на жизнеспособности мух на разных стадиях развития и убивающими целые категории мух.

В итоге экспериментатор, которого мы нарочно назовем здесь «дрозофиловодом», оказывается в состоянии, так или иначе комбинируя имеющиеся в его распоряжении гены, получать мух больших и мелких, здоровых и слабых, плодовых или бесплодных, и так далее. При этом он получает нужную ему комбинацию генов по заранее намеченному плану, в заранее рассчитанное число поколений.

Перед таким «дрозофиловодом» лежит на его рабочем столе «генетический топографический план» дрозофилы. На этом плане изображены 4 хромозомы и на каждой из них нанесено множество генов, располагающихся в той или иной хромозоме. Для каждого гена указано расположение его относительно того или другого соседнего гена, указаны в условных единицах «расстояния» генов друг от друга, и кроме того имеется отдельный список генов, где подробно описано, в чем именно заключается проявление того или иного гена.

С этим планом в руках «дрозофиловод» наблюдает за своими скрещиваниями. Сплошь и рядом, видя на своей мухе в том или другом скрещивании два каких-либо признака окраски и т. п., он рассуждает: раз эти признаки налицо и раз они располагаются, судя по плану, на таком-то расстоянии друг от друга, в такой-то хромозоме, то между ними должен находиться еще такой-то ген, не проявляющийся благодаря своей рецессивности, но имеющий важное хозяйственное значение. Значит, я должен поставить такое-то скрещивание, которое даст возможность рецессивному признаку проявиться. И, следя за менделированием двух «бесполезных» признаков, «дрозофиловод» ведет сквозь ряд скрещиваний нужный ему участок такой-то хромозомы, ведя вместе с тем до времени невидимый, но важный для него хозяйственный признак, который по его расчету обнаружится лишь в четвертом или пятом поколении

у той категории потомков, которых он сможет узнать по наличию тех же самых «бесполезных» признаков.

Генетические исследования курицы показывают, что может-быть не так далеко то время, когда на рабочем столе и куровода, и овцевода, и скотовода будут лежать такие же «топографические планы хромозом» его животных с указаниями о расположении тех или иных генов, вредных и полезных. И сам он будет следить за какими-нибудь совершенно казалось бы бесполезнейшими признаками окраски или гребней не с тем спортивным чувством, как ныне, а с волнением биолога, следящего по этим мелким внешним признакам за ходом сложного механизма наследственности, ведя с их помощью незримый участок хромозомы по плану скрещивания, рассчитанному впредь может-быть на десяток поколений.

Правда, топографический план дрозофилы основан на изучении почти 300 поколений мух, и столь же подробного плана коровы или лошади мы дождемся не скоро. Но важное значение исследования генетики кур в том и состоит, чтоб выяснить, насколько возможно вообще перенесение на птиц, — а вместе с тем вероятно и на млекопитающих, — самого разговора о составлении подобного плана, о котором недавно еще животноводу не приходило в голову и мысли, даже животноводу-менделисту. Конечно, еще необходимы обширные опыты, чтоб подтвердить и доказать эту возможность. Природа всегда богаче человеческих теорий, и несомненно, что и у птиц и у млекопитающих мы найдем много нового по сравнению с тем, что знаем по дрозофиле. Кое-что нового прибавляют уже и наши, печатаемые ниже, опыты. Но, вместе с тем, мы повидимому уже в праве говорить с большой долей уверенности о полном принципиальном единстве механики наследственности во всем животном царстве, или, по крайней мере, в типах членистоногих, позвоночных и, может-быть, некоторых других.

Но не только эти широкие проблемы могут и должны интересовать животновода, знакомящегося с генетикой курицы. Курица является в настоящее время пока единственным сельскохозяйственным животным, для которого приложение генетики к разведению уже не является чем-то отдаленно возможным, но в значительной степени оказывается практикой сегодняшнего дня. А между тем, практика животноводственной генетики оказывается еще совершенно неразработанной. Поясню примером. Пусть животновод выберет 10 полезных признаков и захочет их соединить вместе. Теоретический менделизм скажет, что достаточно ему приготовить производителей гетерозиготных по всем этим 10 генам, чтобы во втором поколении уже получить нужную ему комбинацию, которая будет гомозиготной по всем этим 10 генам. Но такая нужная ему комбинация возникнет в количестве $(1/4)^{10}$, т.-е. практически никогда не возникнет, и если животновод все-таки захочет получить то, что ему нужно, то очевидно ему придется сначала разработать вопрос о той системе скрещиваний, которая бы с наименьшей затратой живого материала вела в кратчайший срок к намеченной цели. Очевидно, что для каждого животного, в зависимости от степени его плодовитости и дороговизны воспитания, должно будет получиться свое особое решение, и остроумию генетика на этом поприще предоставляется достаточно широкое поле приложения.

Другой вопрос, для практики генетики не менее важный. Схематический менделизм говорит, что и морфологические и физиологические признаки наследуются по одинаковым схемам. Но генетик-практик очевидно не может удовольствоваться этим утверждением, потому что наблюдать менделирование формы гребня или окраски легко, а наблюдать менделирование яйценоскости или жирномолочности настолько трудно, что мы в праве задаться вопросом о том, удастся ли вообще наблюдать менделирование этих признаков, не прибегая к каким-либо специальным приемам и ухищрениям, о которых мы скажем ниже.

Третий вопрос: элементарный менделизм, подвергнув жестокой и заслуженной критике учение о стандарте, провозгласил автономность признаков и признал «бесполезными» множество признаков, по которым ранее пытались судить о внутренних достоинствах животных, о чистоте «крови» и пр. Однако, идеи Моргана говорят, что многие по существу «бесполезные» признаки могут оказаться незаменимо важными для животновода, в тех случаях, когда они смогут быть использованы в качестве «сигнальных» генов, по которым можно будет судить о наличии того или иного участка хромозомы в данном производителе. И разработка теории и практика таких сигнальных генов должна быть также полна глубокого интереса для животновода.

Таковы некоторые вопросы теории генетической техники, разработка которых, начатая на курах, должна привлечь внимание не только генетика-птицевода, но и генетика-животновода вообще. Но далее начинается генетика самой курицы, как таковой, как видного фактора народного хозяйства, и здесь получают значение исследования уже самих генов и того значения, которое они могут иметь для куроводства. Здесь перед нами становятся задачи такие.

Исследование генетики различных сторон курицы, имеющих то или иное практическое значение: генетики яйца, генетики яйценоскости, генетики развития и роста, генетики оперения, скелета, материнских и прочих инстинктов, исследование всех вообще генов, имеющих «летальное» или просто вредное значение. Для каждой из этих областей должно быть полностью выяснено число генов и характеристика каждого из них, исследованы всевозможные комбинации генов, для выяснения полезнейших среди них.

Далее возникает вопрос о «генетической топографии» курицы, о распределении исследованных генов по группам или «хромозомам». Однако, эта работа может быть выполнена только по исследованию достаточно обширного числа генов, и здесь особенное внимание приходится уделить «бесполезным», но легко наблюдаемым генам: окраски, формы гребня, различных внешних морфологических отличий и проч. Парные исследования их на «сцепление» и «отталкивание» могут помочь распутать эти сложные вопросы. Завершение исследования должно выразиться составлением «топографического» плана хромозом.

Наконец, этот план должен сделать возможным систематическое обследование хозяйственного значения всех участков хромозом и отыскание на них таких генов, которые не поддадутся непосредственному менделевскому исследованию.

Таковы вкратце проблемы, стоящие перед генетиком, изучающим курицу. В дальнейшем изложении мы остановимся на некоторых из них более детально.

Рецессивные анализаторы

Скептическое отношение многих к возможности применения менделевских принципов к практическому животноводству базируется на том, что такому применению должно предшествовать аналитическое изучение животных, тем более длительное и трудное, чем крупнее и менее плодотворно животное. Действительно, ждать, пока генетика коровы или лошади будет достаточно изучена, придется еще долго, но, признавая это, надо стараться выяснить те стороны менделевского учения, которые теперь же или в ближайшем будущем смогут найти практическое применение.

Такой очередной идеей менделизма, которая может быть теперь же применена к практическим заданиям животноводства, является идея гомо-гетерозиготности. Современный животновод должен прежде всего усвоить себе основное положение менделизма о том, что два животных, неразличимых или почти неразличимых по внешности, могут быть чрезвычайно различны по своим наследственным свойствам. Если мы, желая передать потомству полезные признаки А, В, С, D, Е, выберем для скрещивания с животными, этих признаков не имеющими (а, b, c, d, e), двух производителей, из которых один будет гомозиготным, т.е. иметь наследственную формулу ААВВССDDEE, а другой гетерозиготным, имеющим формулу АаВbCcDdEe, то оба эти производителя могут быть по внешности неразличимы, или почти неразличимы друг от друга, а между тем первый из них даст все потомство одинаковое (АаВbCcDdEe), получившее, хотя и в гетерозиготном состоянии все 5 генов, а другой даст такое потомство только в виде исключения, около 3%, все же остальные потомки обнаружат пеструю смесь признаков отца и матери. Подобные различия в «индивидуальной потенции» уже давно интересовали животноводов. Современный менделизм дал этому явлению блестящее объяснение. Естественно, что первым вопросом, который становится перед животноводом-менделистом, оставляющим на племя того или иного производителя, является вопрос о том, насколько гомозиготен этот производитель и по каким именно признакам он гомозиготен.

Если бы каждый животновод в настоящее время мог получить ответ на эти вопросы, то мы были бы предохранены от громадного количества неизбежных и невольных ошибок, а животноводство в целом—от громадных лишних расходов. Между тем—теоретически—нет ничего легче, как ответить на этот вопрос. Если мы желаем узнать, какого кандидата в производители предпочесть, а какого забраковать, мы должны, прежде нежели пустить его в стадо, дать ему на пробу маток рецессивных по всем интересующим нас генам, и на нескольких потомках проверить гомозиготность производителя.

Однако, практически такое решение вопроса почти никогда не удастся, так как найти животное одновременно рецессивное по всем нужным признакам можно только случайно. Вместо этого приходится удовлетворяться отдельным исследованием по каждому гену, скрестив производителя, напр., с ааВВССDDEE для проверки его на гетерозиготность по А, затем скрестив с ААbbCCddEE для проверки на гетерозиготность по В и т. д. Конечно, такое решение вопроса по частям будет гораздо труднее и дороже и поэтому возникает очередная задача—получения линии, рецессивной по возможно большему количеству генов, иными словами—получения линии «рецессивных анализаторов».

Если подобные рецессивные анализаторы будут иметься под рукой, то каждый производитель, прежде чем быть назначенным на племя, должен будет дать с такими «рецессивными анализаторами» некоторое необходимое количество потомства, на основании рассмотрения которого

и можно будет уже дать обоснованное решение о том, какого производителя надо оставить на племя.

По меткому сравнению Баура, генетик-анализатор, будучи по методам своей работы вообще похожим на анализатора-химика, в то же время похож на такого именно химика, у которого все реактивы, служащие ему для анализа, спутаны и смешаны и которому параллельно анализу испытуемого вещества приходится анализировать и употребляемые реактивы. Действительно, беря для скрещивания с исследуемой породой другую, генетик никогда не знает ясно, что именно он берет, и должен изучать одновременно обе исследуемые породы.

Вместе с тем ясно, какое значение для работ генетика имеет возможность располагать понятной ему линией «рецессивных анализаторов», не содержащих никаких доминантных признаков и поэтому не привносящих в предпринимаемые с ними скрещивания ничего лишнего. Такая линия, следуя метафоре Баура, должна быть сравнена с чистым реактивом, с реактивом *pro analysis* или может быть с дистиллированной водой, и получение ее должно быть поставлено по всему фронту животноводства на первую очередь.

Оговоримся, впрочем, что говорить об организмах, лишенных всех доминантных признаков, можно лишь условно. Мы имеем здесь в виду освобождение только от тех доминантных генов, которые менделируют в пределах данного вида животного. По отношению к курице, в частности, можно говорить об освобождении только от тех 50—60 генов, список которых помещен ниже. Но, конечно, помимо этих генов у кур имеется еще множество иных, которыми, напр., курица отличается от индюшки, голубя, ястреба, собаки, рыбы. Среди этих генов многие «доминантны» в том смысле, что могут дать рецессивную мутацию, но так как они ее пока не дали, то любая курица оказывается гомозиготной по всем этим генам, и освобождена от них быть не может. Так, например, при скрещиваниях кур с цесарками у гибридов исчезает свойственная цесаркам шишка на голове. Следовательно, в формуле курицы имеется ген, «тормозящий развитие шишки», но так как он имеется у всех кур в гомозиготном состоянии, то будет иметься и у «рецессивных анализаторов», что, однако, не изменит их практического значения.

Впрочем, надо иметь в виду, что быть-может идеальный рецессивный анализатор не сможет быть получен. Если среди рецессивных мутаций курицы окажутся такие, которые будут сильно отзываться на жизнеспособности организма или стерилизовать его, то, конечно, такая стерильная линия не может быть получена и разводима далее в себе. Среди мутаций дрозофилы имеется также много таких, одновременное присутствие которых делает мух почти нежизнеспособными. Однако, глубокое исследование дрозофилы открыло возможность соединения в одной чистой линии многих летальных генов, правда, в гетерозиготном состоянии, но тем не менее пригодных для использования их для нужд анализа. Мы имеем в виду систему «балансирующих летателей», о сущности которых было бы преждевременно здесь распространяться (см. нашу статью в «Успехах Экспериментальной Биологии» за 1923 год).

Остановимся теперь на вопросе о получении «рецессивных анализаторов». Задача эта, несмотря на свою теоретическую простоту, принадлежит к весьма трудным. Тем более, что по отношению ко многим животным мы еще не знаем, какие признаки являются доминантными, какие рецессивными.

Первоначальный выбор рецессивного анализатора может быть произведен уже из имеющегося теперь же материала. Так, рыжая лошадь может служить анализатором для почти всех генов окраски лошади,

трехцветная бело-розово-палевая морская свинка с длинной шерстью является почти идеальным анализатором для морских свинок, имея лишь 1—2 доминантных признака из числа известных для этих животных. Для такого выбора по внешнему осмотру, конечно, необходимо предварительно знать, как именно должен выглядеть рецессивный анализатор данного вида животных. По отношению к курице мы можем уже довольно подробно описать внешность такого рецессивного анализатора, хотя мы и очень далеки от того, чтобы иметь его.

Рецессивный анализатор кур должен иметь белое шелковое оперение, быстро оперяющихся цыплят, ноги зеленоватого цвета, покрытые со всех сторон перьями, как у павловской породы, без хохла, без бак, с рудиментарным гребнем, в задней части которого однако должны иметься два небольших сосочка, указывающих на то, что недоразвивается «листовидный», а не какой-либо иной гребень. На голове, на темени должна выдаваться костяная шишка, ноздри—высокие, яйца белые, шпоры у обоих полов—и так далее. Хотя чистых пород такого вида мы и не имеем, но при громадном разнообразии «беспородных» кур можно надеяться подыскать птиц, в значительной степени приближающихся к этой внешности, хотя, конечно, подобная внешность и не будет говорить за полную рецессивность птицы. Рецессивный анализатор, например, должен быть лишен всех тех 16—17 генов окраски, которые нам известны сейчас, а между тем белая птица может иметь их все, или почти все, или потому, что ее белый цвет будет вызван геном эпистатической белой окраски, или потому, что при рецессивном альбинизме в латентном состоянии будет находиться целый ряд непроявившихся генов.

Некоторые указания на то, где мы должны искать рецессивных анализаторов, могут дать нам самые первоначальные опыты скрещивания. Например, в литературе по овцеводству уже несколько раз отмечалось*), что при скрещивании валахских овец с каракулями первое поколение гибридов почти в точности повторяет каракулей. Это значит, очевидно, что по сравнению с каракулями валахские овцы обладают целым рядом рецессивных признаков, не привнося в скрещивание никаких признаков доминантных или, по крайней мере, эпистатических. Поэтому, можно утверждать, что рецессивных анализаторов надо искать, исходя именно из валахских овец, а не из каракулей, а для практики каракулеводо-валахские овцы могут быть уже с успехом использованы в качестве «рецессивных анализаторов».

Таким образом, первоначальный выбор материала для получения настоящих, «универсальных» рецессивных анализаторов может и должен быть произведен по внешнему выбору. Однако, вряд ли можно все же рассчитывать получить таким образом достаточно рецессивную линию. И поэтому надо рассмотреть те приемы, которыми можно, исходя из выбранного готового полирецессива, получить рецессив, более или менее приближающийся к идеалу.

Основным приемом извлечения рецессивов является, как известно, получение F_1 (первого поколения) гетерозиготного по тем генам, которые мы желаем удалить, и затем отыскание среди F_2 (второго поколения) требуемой комбинации, освободившейся от этих доминантных генов. Однако, практически такой прием неосуществим, так как он требует огромного числа потомков во втором поколении. Для освобождения от одного доминантного гена таким приемом требуется около 8-ми особей во втором поколении, считая, что из числа этих 8-ми теоретически ожидаемые 25% рецессивов извлекнутся в числе 2-х особей, одного самца и одной самки. Для освобождения, таким способом, от 2-х генов нужно уже 32 особи (генотип $aabb$ ожидается в количестве 1:16-й), для освобождения от 3-х генов уже 128, от 4-х—512 и т. д. Для освобождения от 20—30 генов нужны уже астрономические числа потомков во втором поколении, а между тем, для получения рецессивных анализаторов нужно освободиться от еще большего количества генов.

В настоящее время приемы получения рецессивных анализаторов представляются нам в таком виде. Для начала работы надо, как было уже сказано, выбрать форму, наиболее близкую к идеалу «рецессивного анализатора», а затем вести работу по дальнейшему обеднению ее.

Схема обеднения может быть представлена в таком виде. Пусть мы имеем в качестве исходного материала линию $aabbcc...FF$ и требуется обеднить ее еще более, устранив и FF . Для этого подыскиваем какую-либо другую линию, имеющую ff . Конечно, она будет иметь зато гены $AABVCC$, или часть их, так как, если бы она их не имела, то сама была бы «рецессивным анализатором» в большей степени, чем избранная нами. Назовем эту линию «обедняющей». Скрестив ее с «обедняемой», получим F_1 с формулой $AaBbCc...Ff$. Скрестим ее обратно с «обедняемой» линией по схеме:

$$aabbcc...FF \times AaBbCc...Ff$$

Потомство от этого скрещивания будет очень разнообразно, при чем 50% его будет иметь FF ; а 50%— Ff . Весь дальнейший ход работы примет двойкий вид, в зависимости от того, будут ли формы FF и формы Ff различимы по внешности. При полном доминировании, когда FF формы будут совершенно сходны с Ff -формами, работа пойдет несколько сложнее. При неполном доминировании, когда Ff -формы можно будет отличить от гомозиготных FF -форм, работа упростится, поэтому мы разберем сначала последний случай.

При возможности отличить FF -формы мы их все забракуем, а из числа Ff -форм выберем те, которые окажутся наиболее обедневшими. Пусть, напр., среди последних мы находим форму, освободившуюся от A и B , т.-е. имеющую формулу $aabbCc...Ff$; скрещиваем теперь уже ее с «обедняемой» линией по схеме:

$$aabbcc...FF \times aabbcc...Ff.$$

Среди потомков этого скрещивания снова 50% будет Ff -форм, а из их числа большинство снова освободится от нескольких лишних генов, напр., C , D . Повторяя подобную манипуляцию на протяжении нескольких поколений, мы получим, наконец, форму во всем подобную «обедняемой» линии, но гетерозиготную по F . Получив такую форму в количестве самца и хотя бы одной самки, мы скрещиваем их уже друг с другом и получаем:

$$\begin{array}{l} aabbcc...Ff \times aabbcc...Ff. \\ 25\% \ aabbcc...FF \\ 50\% \ aabbcc...FF \\ 25\% \ aabbcc...ff \end{array}$$

Последняя категория и будет тем, что нам нужно: «обедняемой» линией, обедневшей до ff .

Если мы имеем дело с полным доминированием, то FF и Ff неотличимы, и выбирать по внешности Ff формы будет невозможно. Тогда при первом обратном скрещивании по схеме:

$$aabbcc...FF \times AaBbCc...Ff$$

мы из разнообразного потомства, в большинстве освободившегося от нескольких доминантных генов, выбираем несколько маток наиболее обедневших и для проверки скрещиваем их с «обедняющей» линией ff . Тогда те из них, которые гомозиготны, по FF не дадут в потомстве ff -форм, а Ff -гетерозиготы дадут 50% ff -форм по схеме:

$$\begin{array}{l} AABVCC...ff \times AaBbCc...Ff \\ 50\% \ A, B, C...Ff \\ 50\% \ A, B, C...ff \end{array}$$

Маток, давших такое расщепление, мы скрещиваем снова с «обедняемой» линией и обедняем потомство еще на несколько генов, получая, наконец, форму $aabbcc...F$, при чем мы опять не знаем FF или Ff . Скрещивание

*) М. Ф. Иванов.—Что дала метизация овцеводству.

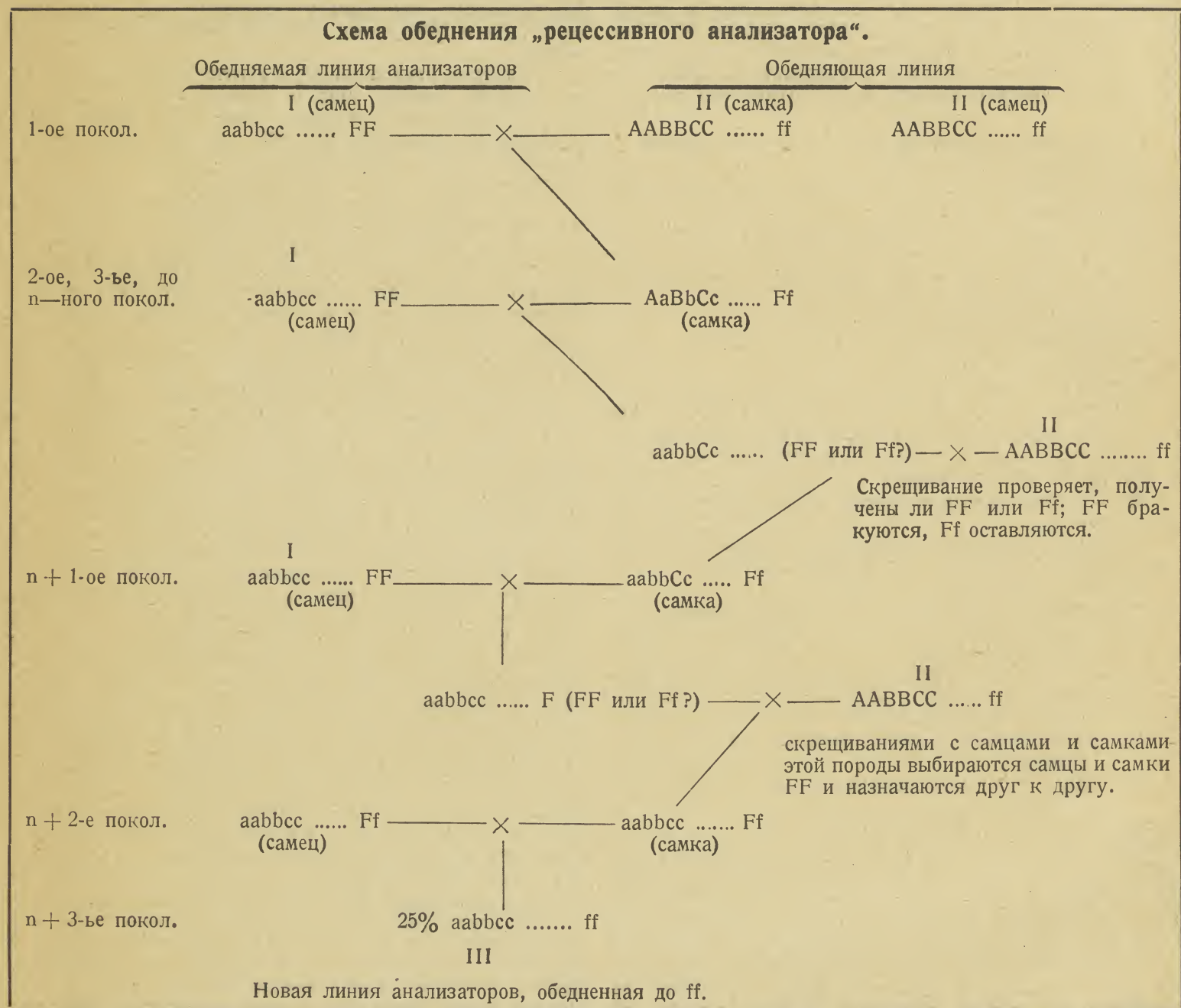
с «обедняющей» линией выясняет, какие именно животные имеют формулу $aabbcc... Ff$ и от двух таких форм мы получаем в конце концов линию $aabbcc... ff$.

Одновременно «обедняемая» линия должна быть окружена несколькими «обедняющими» линиями, из которых одна обедняет по F , другая по G , третья по H и т. д... После нескольких поколений в распоряжении животного будет ряд линий таких:

$aabbcc \dots ffGGHH$
 $aabbcc \dots FFggHH$
 $aabbcc \dots FFGGhh$ и т. д.,—

из попарных скрещиваний которых друг с другом уже сравнительно просто будет получить полного «рецессивного анализатора» $aabbcc...ffgghh$.

Применительно к курам мы располагаем очень бедной линией в лице англобойцовых ситцевых кур, особенно имеющих зеленые ноги. Лишенные большого числа доминантных генов, они с успехом могут применяться для анализа гомозиготности многих пород кур. Введение в употребление хотя бы уже этих кур в качестве «анализаторов» могло бы помочь птицеводам закреплять многие внешние стандартные признаки пород. Между тем, как



уже не раз отмечалось генетиками, чистопородность несколько не гарантирует от гетерозиготности. В нашей практике встретился целый ряд таких случаев. Наприм., один исследованный нами петух куропатчатый виандотт из многократно премированного птицеводства оказался гетерозиготным по крайней мере по трем генам стандартных признаков, обнаружив при скрещиваниях расщепление по «розовидному гребню», по «основному гену цветности» и еще по какому-то гену окраски, необходимому для образования требуемой стандартом «куропатчатой окраски».

Подобным же образом петух гудан, получивший золотую медаль на московских выставках, оказался гетерозиготным по некоторым признакам своего стандарта. Даже первоклассные птицы, поступавшие для исследований на экспериментальные стан-

ции Америки, сплошь и рядом оказывались гетерозиготными.

В данном случае эта гетерозиготность касается внешних признаков, требуемых стандартом, которым посвящается преимущественное внимание птицеводов. Но если даже и здесь многолетние усилия не могут гарантировать гомозиготность линий, то это тем более должно относиться к признакам физиологическим, по отношению к которым отбор вести несравненно труднее и еще труднее добиться гомозиготности. Поэтому мы снова подчеркиваем, что введение в животноводственную практику «рецессивных анализаторов» будет одним из непосредственных и плодотворнейших использований менделистических идей в интересах разведения и предохранит животноводов от многих дорогих, но невольных и без «анализаторов» неустраняемых ошибок.

Номенклатура генов

Прежде чем перейти к описанию отдельных генов курицы, мы должны сказать несколько слов о вводимой здесь в употребление системе генетической номенклатуры. Основные принципы этой номенклатуры опубликованы нами в 1921 г. в „Проекте десятичной системы генетической символики“. Как показывает само название этой системы, она состоит в том, что все гены прежде чем получить название подвергаются классификации по схеме, аналогичной схеме десятичной системы библиографической классификации. Первоначально решается вопрос, какой внешний признак является наиболее характерным для данного гена и затем определяется, к какой из десяти главных групп десятичной системы классификации признаков надо отнести признак данного гена. Группы эти следующие:

- 0.—Признаки гистологические и эмбриологические.
- 1.—Признаки физиологические.
- 2.—Признаки внутренней анатомии (кроме скелета).
- 3.—Признаки скелета.
- 4.—Признаки головы, преимущественно внешне заметные.
- 5.—Признаки туловища, преимущественно внешне заметные.
- 6.—Признаки конечностей.
- 7.—Признаки покровов и их дериватов.
- 8.—Признаки окраски.
- 9.—Прочие признаки.

Отнеся данный признак, например, к 8-й группе (к группе окрасок), мы классифицируем его далее. 8-я группа разбита снова на 10 второстепенных групп, от 80-й до 89, таким образом:

- 80.—Эмбриональные окраски, окраски личинок, яиц и пр.
- 81.—Основные признаки окраски; наличие или отсутствие, основные цвета, рыжий, черный.
- 82.—Признаки усиления окраски.
- 83.—Признаки ослабления, угнетения окраски.
- 84.—Признаки более измененных окрасок, структурные окраски, блеск.
- 85.—Признаки детальной окраски волос, пера, чешуи.
- 86.—Признаки сложных окрасок: чалость, серебристость, огненность.
- 87.—Ненормальные окраски: рецессивная пятнистость (пегость).
- 88.—Ненормальные окраски: доминантная пятнистость (пегость).
- 89.—Прочие признаки окрасок.

Дальнейшие подробности изложены в „Проекте“ в виде двух таблиц. В соответствии с тем, в какую группу относится наиболее характерный признак данного гена, ген получает числовой символ данной группы. Очень далеко классификацию вести не следует, дабы не удлинять излишне символа гена. Если мы определили, например, что ген, вызывающий развитие черного пигмента во внутренностях курицы, относится к 894-й группе, то далее мы прибавляем, например, единицу, получаем число 8941, которое читается так: первый ген, относящийся к группе 894, или, более подробно, первый ген, вызывающий окраску внутренностей. Каждый ген в результате получает числовой символ из 4—6 цифр.

Четырехлетняя практика показала нам, однако, что употребление числовых символов в разговорной речи очень неудобно, особенно, когда приходится говорить о гомо- или гетеро-зиготности по данному гену, о наличии или отсутствии его и т. д. Для того, чтобы устранить это неудобство и еще более облегчить запоминание символов, мы прибегли к переводу числовых символов в буквенные. Перевод этот осуществляется посредством прилагаемой таблицы, где сопоставлены 100 двузначных числовых символов со ста слогами. Каждый слог оканчивается на одну из пяти гласных, ясно различимых при произношении: а, е, и, о, у, начинаясь с согласной, столь же ясно различимой при произношении. Для удовлетворения

последнему требованию (ясному различию при произношении) пришлось выбросить несколько согласных из латинского алфавита: с, произносимое то как ц, то как к, v произносимое как f, z произносимое как з. После удаления этих согласных в латинском алфавите не осталось 20 согласных, необходимых для образования с 5 гласными нужных 100 слогов, почему пришлось ввести в употребление несколько парных согласных, опять-таки ясно различимых при произношении: br, kl, st, tr. Сочетая 20 одиночных или парных согласных с 5 гласными, мы получаем 100 слогов, сопоставленных в прилагаемой таблице.

Пользуясь этой таблицей, мы легко превращаем числовой символ каждого гена в краткое слово, состоящее из 2—3 слогов. Так, числовой символ упомянутого гена пигментации внутренностей, 8941, мы разбиваем на пары цифр (89—41) и, заменяя 89 на „tru“, а 41 на „le“, читаем его как „trule“.

Если символ гена имеет нечетное число цифр, то в конце его прибавляется 1.

Оперирование с буквенным символом производится так. Если мы желаем выразить, что данного гена нет или хотим обозначить его рецессивную мутацию, то прибавляем спереди букву а. Таким образом, получаются пары аллеломорфов: trule—atrule, rete—arete и т. д. Генетика дрозофилы, кролика, кукурузы и пр. знает уже серии аллеломорфов. Различные члены серии могут быть обозначены заменой начальной буквы „а“ на какую-либо другую гласную или на пару гласных, если не хватит пяти гласных. Если, например, основной ген цветности морских свинок имеет символ 8111 (tede), то альбинизм изобразится символом atede, а находящиеся между полной окраской и полным альбинизмом три промежуточных гена получают символы etede, otede, utede. Если агутти кроликов имеет символ 8512 (tradi), то сплошной черный будет atradi, а черно-огненный кролик etradi.

Гетерозиготность или гомозиготность может быть выражаема словесно так: гетеро—trule, гомо—trule или trule—гетерозигот, trule—гомозигот, для чего числовые символы 268168 (hetero) и 2848 (homo) должны быть забронированы. Можно прибавлять, как делают американцы, слова: дуплекс, симплекс, нуллиплекс. Письменно лучше всего изображать так: trule₂, что будет обозначать гомозиготность по trule, trule₁—гетерозиготность по trule.

Конечно, нет надобности всегда употреблять полностью название гена. Если мы пишем работу, касающуюся каких-либо 2—3 генов, то гораздо проще, условившись вначале обозначить один из них буквой А, а другой буквой В или как либо иначе, на протяжении дальнейшего изложения оперировать только с этими двумя буквами (см., напр., ниже главу о лохмоности).

Общепринятая символика, изображающая гены буквами и введенная еще самим Менделем, остается по своей краткости и выразительности идеалом. К сожалению, однако, по мере роста генетики она становится тесной. Прежде всего, детальный анализ организмов, умножая число генов, делает невозможным присваивать каждому гену особую букву. Не говоря уже о том, что буква А присвоена различным генам почти у каждого исследованного животного и растения, обозначая в разных случаях самые различные гены, — даже в пределах одного животного букв для обозначения генов не хватает. Приходится прибегать уже к двухбуквенным символам. Далее, открытие серий аллеломорфов ставит буквенным символам новое затруднение. Алфавит знает только пары букв—буквы малые и буквы большие. В генетике ими обозначается пара аллеломорфов. Для третьего гена уже естественного символа не оказывается, и вслед за Морганом новые аллеломорфы обозначают прибавлением надстрочной буковки. В результате, например, символ sooty—гена „запачканной“ окраски мухи дрозофилы получают символ e^{so} на том основании, что первоначально был открыт ген эбони, получивший символ е^е, а затем был открыт его третий аллеломорф, получивший название sooty,

что и обозначено маленькими буквами вверху. Подобные символы очень удобны и необходимы в пределах лаборатории, занятой их исследованием, но совершенно неудобны для лаборатории в другой стране. Если в России будет открыт четвертый ген серии эбони, то или придется ему давать английское название или делать надстрочную букву русской. А произнести получившийся символ не представляется возможным, приходится произносить слово „сутти“ и отдельно отмечать его аллеломорфность с эбони, гомо- или гетерозиготность и т. д.

Дело выработки рациональной номенклатуры в генетике представляет не малое значение. Громадный сырой материал по описанию различных генов, собираемый непрерывно исследователями, настоятельно требует какой-то номенклатуры. Без выработки ее дело популяризации генетики пойдет очень туго. В качестве примера сошлемся на окраску млекопитающих. Различными исследователями предложено множество буквенных наименований и, называя ген, например ген А, обязательно приходится прибавлять, какому автору говорящий следует.

Таблица для перехода от буквенных символов к числовым и обратно.

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----|----|-----|-----|----|----|----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|
| ba | ба | 00 | ga | га | 20 | la | ла | 40 | qua | ква | 60 | ta | та | 80 |
| be | бе | 01 | ge | ге | 21 | le | ле | 41 | que | кве | 61 | te | те | 81 |
| bi | би | 02 | gi | ги | 22 | li | ли | 42 | qui | кви | 62 | ti | ти | 82 |
| bo | бо | 03 | go | го | 23 | lo | ло | 43 | quo | кво | 63 | to | то | 83 |
| bu | бу | 04 | gu | гу | 24 | lu | лу | 44 | quu | кву | 64 | tu | ту | 84 |
| bra | бра | 05 | ha | ха | 25 | ma | ма | 45 | ra | ра | 65 | tra | тра | 85 |
| bre | бре | 06 | he | хе | 26 | me | ме | 46 | re | ре | 66 | tre | тре | 86 |
| bri | бри | 07 | hi | хи | 27 | mi | ми | 47 | ri | ри | 67 | tri | три | 87 |
| bro | бро | 08 | ho | хо | 28 | mo | мо | 48 | ro | ро | 68 | tro | тро | 88 |
| bru | бру | 09 | hu | ху | 29 | mu | му | 49 | ru | ру | 69 | tru | тру | 89 |
| | | | | | | | | | | | | | | |
| da | да | 10 | ka | ка | 30 | na | на | 50 | sa | са | 70 | wa | ва | 90 |
| de | де | 11 | ke | ке | 31 | ne | не | 51 | se | се | 71 | we | ве | 91 |
| di | ди | 12 | ki | ки | 32 | ni | ни | 52 | si | си | 72 | wi | ви | 92 |
| do | до | 13 | ko | ко | 33 | no | но | 53 | so | со | 73 | wo | во | 93 |
| du | ду | 14 | ku | ку | 34 | nu | ну | 54 | su | су | 74 | wu | ву | 94 |
| fa | фа | 15 | kla | кла | 35 | pa | па | 55 | sta | ста | 75 | xa | кса | 95 |
| fe | фе | 16 | kle | кле | 36 | pe | пе | 56 | ste | сте | 76 | xe | ксе | 96 |
| fi | фи | 17 | kli | кли | 37 | pi | пи | 57 | sti | сти | 77 | xi | кси | 97 |
| fo | фо | 18 | klo | кло | 38 | po | по | 58 | sto | сто | 78 | xo | ксо | 98 |
| fu | фу | 19 | klu | клу | 39 | pu | пу | 59 | stu | сту | 79 | xu | ксу | 99 |

Конечно, причина этой путаницы заключается отчасти в том, что сама генетика окраски остается еще не окончательно выясненной. Однако, второй и пожалуй более важный источник недоразумений состоит в том, что разные авторы употребляют для обозначения разных генов одну и ту же букву, и мысль не может крепко ассоциировать предложенный символ с приданным ему значением. В виду этого путь, на который вступила школа Моргана, давая генам специфические названия, глубоко правилен. Разные авторы могут ошибочно дать одинаковые названия разным генам или дать одному гену разные названия, но это будет уже недоразумением, проистекающим из неизученности самого вопроса, подобно тому, как систематики описывали разные виды под одним названием или один вид под разными. Прогресс науки постепенно устранил недоразумения. Но если один исследователь присваивал наименование *Canis lupus* волку, а другой верблюду, а третий воробью или майскому жуку, то это не могло бы не отразиться самым печальным образом на прогрессе зоологии. А между тем, обычная буквенная символика поступает именно таким образом.

Не свободна от этого греха и номенклатура Моргана. Те названия, какими обозначены гены дрозофилы, ни в коем случае не являются специфическими, т. е. свойственными только тем генам, которым они соответствуют у *Drosophila melanogaster*. Название „желтый“ (yellow) присвоено желтой окраске тела дрозофилы (*D. melan.*). Тот же термин присвоен желтой мутации у *D. simulans*, против чего возражать особенно не приходится, так как прямым скрещиванием можно доказать, что оба эти „желтые“ оказываются друг с другом аллеломорфами, хотя может-быть и не совсем одинаковыми. Но далее тот же термин присвоен желтой окраске *D. virilis*, третьего вида, который не скрещивается с *D. melanogaster* и поэтому доказать, что эти гены суть аллеломорфы — уже нельзя. Судить же по внешнему виду об аллеломорфизме невозможно. У тех же самых *D. melanogaster* и *D. simulans* были описаны совершенно внешне-сходные гены, которые оказались тем не менее не аллеломорфами при проверке скрещиванием (ген „тонких щетинок“ *tiny-bristle*). А если мы вспомним, что термин „желтый“ присвоен одной из окрасок мышей и альбиносической окраске кукурузы, то окажется, что одним термином и здесь опи-

сываются совершенно различные наследственные единицы. Пока идет дело о желтой окраске дрозофилы, мыши и кукурузы, особых неудобств правда не возникает, но когда мы говорим о „желтых“ мутациях у соседних видов дрозофил, из которых некоторые допускают проверку тождества генов путем прямого скрещивания, а другие не допускают, подобная терминология снова может дать повод к серьезной путанице. Между тем сравнительная генетика, все более и более выдвигая вперед свои проблемы, никак не может мириться с подобной не критической терминологией.

Наша терминология с этой стороны гораздо удовлетворительнее. Она позволяет совершенно свободно каждому вновь открываемому зоологами гену присваивать особое наименование. Так, альбиносическому гену кур мы присваиваем символ 8114 (окрашенные птицы *tedu*, а белые — *atedu*). Альбинизм индеек мы не можем обозначить тем же символом, пока нами не получены гибриды между белыми курами и белыми индейками, которые бы доказали гомологию обоих альбинозов, тем более, что у кур имеется и второй альбинизм, 8115 (*tefa*). Поэтому мы присваиваем основному гену цветности индеек символ 8116, *tefe*. Альбинизм голубей, обнаруживающий сцепление с полом, обозначим символом 8117, *tefi*. Если у каких-либо птиц, близких к голубям, будет найден альбинизм тоже сцепленный с полом, то мы назовем его термином возможно более близким к символу *tefi*, например 811711, *tefide*, и всем альбинозам, сцепленным с полом, будем давать близкие же символы и названия: *tefidi*, *tefido* и так далее, никогда, однако, не повторяясь, пока не получим права на повторение. В „Проекте“ мы, например, предложили символ 885 для обозначения горностаевой окраски, имея в виду, между прочим, и горностаевых кроликов. Однако, в настоящее время несомненно, что ген горностаевой окраски кроликов является третьим аллеломорфом в альбиносической серии (8113), почему его символ должен быть *etedi*, среднее между *tedi* (окрашенный кролик) и *atedi* (альбиносический кролик). Если же дальнейшими исследованиями мы сможем доказать, что альбиносическая серия кроликов и альбиносическая серия морских свинок гомологична, что это единая серия, то мы переделаем термины кроликов из *tedi* в *tede*, что будет уже отражением успехов сравнительной генетики.

Краткий обзор генов домашних кур

Изучение генетики курицы на протяжении двадцати лет накопило трудами биологов в самых различных странах уже обильный и интересный материал, относящийся к нескольким десяткам генов. Настоящий отдел мы посвящаем краткому перечню и описанию генов кур на основании, главным образом, личного знакомства с материалом, собранным четырехлетними исследованиями Аниковской генетической станции. Список этот в высокой степени предварительный, содержит много указаний на гены, исследованные совершенно неудовлетворительно. В этом списке гены расположены в порядке символов десятичной системы, почему и начинаются не с наилучше исследованных генов. В дальнейших статьях некоторые гены будут описаны более подробно, в список же введены только краткие описания, по которым можно отличить гены один от другого, где это возможно. Символы многих генов были уже нами опубликованы в «Проекте»; но здесь подверглись некоторым изменениям, в соответственных местах оговоренным.

1... Гены признаков физиологических.

11... Физиология крови. Исследования химии крови кур, начатые на Аник. ген. ст. Н. Г. Савич, наметили ясные признаки наследственных различий в содержании в крови каталазы как между курами и индейками, так и среди различных пород кур. В способности крови агглютинировать и агглютинироваться намечены также различия. Однако о числе и характере действующих здесь генов в настоящее время судить еще преждевременно.

12... Физиология дыхания.

126... Физиология голоса.

1261. Dique-ген. Описывая своеобразный голос петухов *Gallus Stanleyi* в главе о происхождении домашних кур, Ч. Дарвин ссылается на Митфорда, которому удалось наблюдать передачу этого своеобразного голоса гибридам между *Gallus Stanleyi* и *G. Bankiva*. Один ли ген принимает участие в образовании отличия голосов двух видов или несколько, мы пока не знаем, но один все-таки мы можем обозначить предлагаемым символом; все домашние породы кур тем самым должны быть обозначены в качестве *adiqui*-форм.

1262. Diqui-ген. Такая же наследственная передача трудноописуемых особенностей голоса египетских кур констатирована при скрещивании их с другими породами. Обычные породы кур, в силу этого, должны быть признаны *adiqui*-формами.

1623. Diquo-ген. При скрещивании английской бентамки с двумя различными петухами, павловским и орловским, нами наблюдалось резкое различие в голосе гибридов. При одинаковом маленьком росте, павловско-бентамские петушки имели голос очень высокий, свойственный бентамкам вообще, в то время, как орловский бентамка обнаружил ясные признаки низкого голоса своего отца-орловца, которому, таким образом, приходится присвоить специальный ген, понижающий голос.

Юрловская порода кур, разводимая в Елецком уезде, Орловской губ., отличается чрезвычайно длинной последней нотой песни петухов. Наследственный характер этой песни очевиден (повидимому он доминирует при скрещивании с другими породами), но наши наблюдения над ним еще совершенно не достаточны.

15... Физиология размножения.

152... Гены яйценоскости.

152221. Fagige-ген, первый усилитель зимней яйценоскости, установленный Перлем и Сюрфасом у кур плимутрок на Мэнской опытной станции (их L_1), наследуется без сцепления с полом, отличаясь этим от следующего; усиливает зимнюю яйценоскость до 30 яиц (с 1-го ноября по 1-е марта), конечно в условиях климата и содержания упомянутой станции.

152231. Fagike-ген, второй усилитель зимней кладки яиц, исследованный теми же авторами у тех же кур (их L_2), наследуется в сцеплении с полом. В отсутствии предыдущего гена действует так же, как и он; в его присутствии вызывает дальнейшее усиление яйценоскости, до 30—120 яиц за зиму.

В последнее время Гудал (Coodale, 1919), на основании исследования кур Род-Айленд на станции в Массачусетсе, отрицает сцепление с полом второго усилителя; однако, вероятно правильное допустить существование у Род-Айленд еще одного усилителя, не сцепленного с полом. В виду громадной технической трудности подобных исследований, вопрос этот надо считать еще открытым. (См. ниже статью о яйценоскости).

18... Инстинкты.

186... Гены инстинктов материнства.

1865. Foga-ген. Ген инстинкта насиживания, отсутствующий у средиземно-морских пород, впервые намеченный Давенпортом (1906) и подробно исследованный Пеннеттом. Впрочем, последний приходит к выводу о существовании нескольких генов, необходимых для полного развития насиживательного инстинкта; при чем один из них обнаруживает слабые признаки корреляции с *tifa*-геном и с геном бурой окраски скорлупы.

Гудал (1920) насчитывает у породы Род-Айленд три гена, управляющих насиживанием, два основных А и С и один тормоз N. В последней своей сводке (1923) Пеннетт склоняется к той же точке зрения. Пока генетика насиживания не будет несколько распутана, бесполезно создавать специальные числовые символы для всех намеченных генов.

2... Гены внутренней анатомии.

21... Гены органов кровообращения.

Среди исследованных нами фарфоровых бентамок мы наблюдали передачу от отца к значительной части (около 33%) потомства аномалии в ответвлении от спинной аорты бедренной артерии. Здесь наблюдалась более или менее выраженная асимметрия, сдвиг вперед или назад одной из артерий, что хотя наблюдается и в самых различных породах, но несравнимо реже и слабее, чем в упомянутой серии бентамок. К сожалению, эта интересная родословная прервалась, и окончательно выяснить характер гена не удалось. (См. рис. 1).

22. Гены органов дыхания.

2214. Gidu-ген. Присутствие этого гена необходимо для нормального развития ноздрей кур и носовых отростков межчелюстных костей. *Agidu*-формы имеют несколько уродливые, широко открытые ноздри (напоминающие впрочем

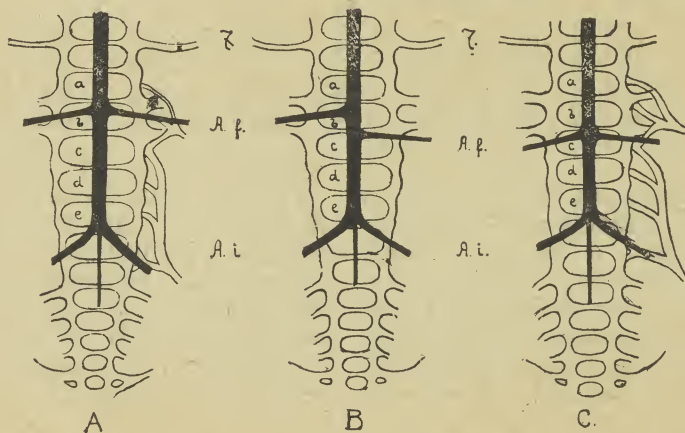


Рис. 1. Нормальное (А) и ненормальное (В. С) расположение бедренных артерий (*Arteria femoralis*) у бентамок-потомков 613-го петуха. А. f.—*Arteria femoralis*; А. i.—*Arteria ischiadica*; 7—седьмая пара ребер; а, b, c, d, e—центры окостенений 22—26 позвонков.

нормальное устройство ноздрей цесарок), свойственные большинству хохлатых пород кур: польским, падуанским, гудан и кревкер, павловским, а также и не имеющим хохла курам ла-флеш и бреда. Недоразвитие межчелюстных костей влечет за собой недоразвитие передней и средней части гребня. Gidu-ген находится в полном отталкивании с wele-геном (9141) и в тесном сцеплении с геном sunu.

2365. Goqua-ген. Некоторые представители домашних кур, особенно из числа кохинхин, исследованных нами, имеют своеобразную форму левой доли печени. В то время, как разрез, идущий от заднего края, доходит обычно лишь до середины, здесь он загибается наружу и совершенно отделяет небольшую дольку от левой доли печени, как изображено на рис. 2. Доминантный характер такой «отсеченной» печени ясен, хотя правильных менделевских отношений до сего времени нам не удалось получить, отчасти в виду невозможности поставить для этого специальные эксперименты.

3... Гены скелета.

31... Гены черепа.

3171. Kесе-ген. Этот ген необходим для нормального развития крыши черепа. В его отсутствии крыша черепа образует более или менее значительную шишку, свойственную многим сильно хохлатым породам (польские и др. куры). Однако, хохлатые породы могут и не иметь развитой шишки, а с другой стороны Давенпорт наблюдал при некоторых расщеплениях возникновение форм с шишкой на черепе, но без хохла. Также наблюдалось раз'единение шишки и высоких ноздрей, обычно одновременно присутствующих. При расщеплениях в этих случаях наблюдается некоторая корреляция между хохлом, шишкой и высокими ноздрями, но неясно, имеем ли мы дело здесь с гаметической корреляцией или с корреляцией признаков.

5... Гены признаков туловища.

52... Гены общих размеров тела.

5221. Nige-ген. По исследованиям Пеннетта, имеется несколько, до четырех, генов, увеличивающих общие размеры кур, которые можно следовательно обозначить символами 5221 5222, 5223, 5224 или nige, nigi, nigо и nigu; Пеннетт полагает, что карлики среди кур лишены этих усилителей, а наиболее крупные располагают полным набором усилителей. Однако, некоторые скрещивания нашей станции говорят скорее в пользу существования не усилителей роста (522...), а угнетателей (523...), и этот трудный вопрос очевидно подлежит дальнейшим исследованиям. Вместе с тем некоторые гены оперения (7331, 7332) обнаруживают также влияние на рост, по крайней мере в цыплящем возрасте. Наконец, исследования Бенджамена над леггорнами на опытной станции в Итахе обнаружили заметную положительную корреляцию между ростом кур и весом яйца, из которого курица вылупилась, почему следует предполагать, что и гены, влияющие на размеры яиц, являются тоже, отчасти, генами общих раз-

меров тела; таким образом у кур генетика 52...-ой группы вероятно очень сложна.

56... Гены хвоста.

568... Доминантная тератология хвоста.

5681. Pete-ген. Этот ген свойствен куцым курам, у которых хвостовые позвонки оказываются слитыми в неправильную массу, а рулевые перья не развиваются. Pete-ген характеризуется крайне несовершенным доминированием, так что большой % гетерозиготов имеет нормально развитый хвост. Поэтому, куцый хвост производит впечатление рецессивного признака, и доминантный его характер обнаруживается лишь тем, что два куцых родителя могут давать извлеченных хвостатых потомков.

6... Гены конечностей.

655... Гены шпор.

6551. Rane-ген. В отсутствие этого гена шпоры развиваются почти с одинаковой силой как у петухов, так и у кур, как, например, у англобойцовых кур. Наоборот, rane-формы лишены в женском поле шпор совсем, или же развитие шпор здесь происходит уже в связи со старением. Доминирование «безоружности» кур над вооруженностью наблюдалось нами совершенно ясно при скрещивании с англобойцовыми петухами различных кур, и на основании этих скрещиваний можно утверждать, что rane-ген не сцеплен с полом.

6553. Rano-ген. Удвоитель шпор. В одном скрещивании орловского петуха с курицей орпингтон оба полученные при этом петуха оказались с двойными шпорами. Добавочная шпора в виде неправильного ногтевидного образования, достигавшего половины длины главной шпоры, развивалась с нижней ее стороны (см. рис. 3). Если, таким образом, наследственный характер этой особенности благодаря одновременному появлению у двух родных братьев и несомнен, то о дальнейшем наследовании гена нам до сих пор почти ничего неизвестно, хотя некоторые дети, сыновья одного из таких петухов, и имели как будто тоже двойные шпоры. К сожалению, взрослого потомства в этой родословной получено не было.

Существование куриных пород с многочисленными шпорами, до пяти на каждой ноге, а также существование в отряде куриных форм, вроде Polylectron, с двумя, но широко удаленными друг от друга шпорами, указывает на существование у куриных многочисленных генов, влияющих на форму, число и расположение шпор.

6671. Rese-ген. Нами исследовалась линия ко-

хинхин с сильно недоразвитыми наружными пальцами, в результате чего некоторые птицы были почти трехпальными. При скрещивании с нормальными птицами, трехпалых ни разу получено не было, хотя пальцы часто и не достигали вполне нормального развития. Поэтому 3-хпалость носит характер рецессивного аллеломорфа. Однако, в его характере остается еще много неясного, прежде всего его отношение к генам оперения ног (группа 747...), ибо нами ни разу не было получено

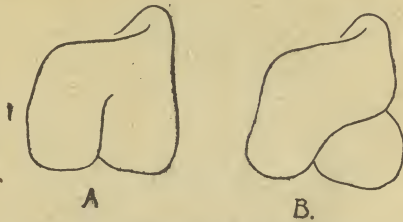


Рис. 2. Нормальный (А) и «отсеченный» (В) контур левой печени. [Goqua-ген.

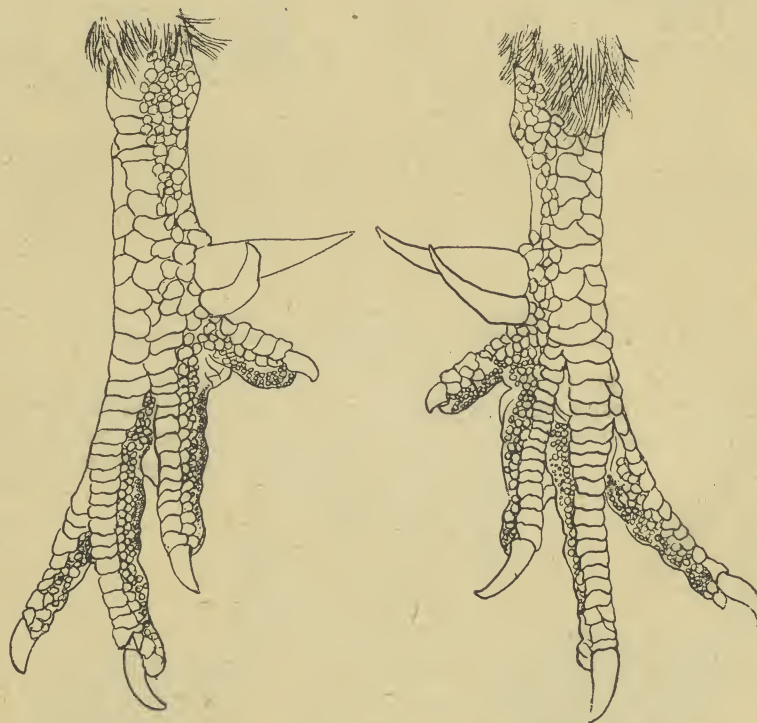


Рис. 3. Двойные шпоры петуха 2015-го от скрещивания орловского петуха с курицей-орпингтон. Rano-ген.

голоногих птиц с 3 пальцами. Последние если возникали, то только среди лохмоногих, хотя свести трехпалость на действие только генов лохмоногости нельзя; в тех же скрещиваниях многие, очень густолохмоногие формы были с вполне развитыми внешними пальцами, а гораздо более слаболохмоногие оказывались трехпальными.

6681. Rete-ген. Наличие этого гена вызывает полидактилию, в виде развития добавочного пальца возле 1-го или его расщепления. В некоторых наших скрещиваниях rete-ген наследуется очень правильно, давая полное доминирование и типичные менделевские отношения (главным образом 1:1), что не оставляет сомнения в наличии в этих скрещиваниях лишь одного гена, влияющего на развитие добавочного пальца (рис. 4).

668131. Reteke-ген. Напротив, в других скрещиваниях полидактилия обнаруживает резко выраженный недостаток пятипалых форм, указывающий на наличие каких-то генов, тормозящих развитие пятипалости. В некоторых случаях нами получены даже совершенно нормальные четырехпалые куры, которые, однако, с другими четырехпальными дают приблизительно 25% пятипалых потомков. Это хорошо объясняется одновременным менделированием как основного гена пятипалости, так и тормоза к нему. Наблюдать этот ген, т.-е. «первый ген тормозящий развитие полидактилии», достаточно трудно, так как кроме подавления пятипалости никаких иных проявлений найти у него не удалось. Тем не менее, повторяем, в некоторых наших скрещиваниях его удалось установить с большой вероятностью.

6811. Rode-ген тератологического укорочения ног, особенно плюсны. В недавнее время получены доказательства того, что в гомозиготном состоянии этот ген делает кур нежизнеспособными.

74... Гены оперения.

741... Гены пера.

7412. Sudi-ген. Этот ген необходим для нормального развития пластинки пера. В его отсутствии у asudi-форм бородки пера развивают мало зацепок и перо принимает вид пучка волос, как у «шелковых кур». Скрещивание с банкивским петухом, поставленное Давенпортом, доказало наличие этого гена и в формуле последнего.

7415. Sufa-ген устанавливается здесь провизорно. Оперение Gallus Sonneratii отличается своеобразным строением перьев гривы, бородки которых, сливаясь, образуют

небольшие роговые пластинки. При скрещивании домашних кур с Gallus Sonneratii, по сообщению Ч. Дарвина, эти пластинки передаются и гибридам, хотя и в уменьшенном развитии. Отсюда можно заключить о наличии у Gallus Sonneratii доминантного аллеломорфа, sufa, а у Gallus Bankiva и всех домашних пород кур рецессивного аллеломорфа, т.-е. asufa.

743... Гены замедляющие оперение,

7431. Suke-ген, «азиатский» тормоз оперения, вызывает замедление оперения цыплят обоих полов, характерное для группы тяжелых азиатских пород: кохинхин, брама, лангшан и производных от них: плимутрок, виандотт (курпатчатых). Сцеплен с полом. Помимо скорости оперения, он действует отчасти на рост цыплят и на их скороспелость, так что suke-формы позволяют различить пол цыплят значительно позднее, чем asuke-формы. (См. рис. 5 и 6 и статью Л. Н. Сахаровой).

7432. Suki-ген, второй «диморфный» тормоз оперения, свойственный породам фавероль, орпингтон и может быть некоторым другим, где он имеется повидимому вместе с предыдущим; suki наследуется независимо от пола, так что может переходить от матери к дочери, но действует замедляющим образом на оперение петухов. Suki-курочки оперяются почти так же быстро, как и asuki-формы, но оперение их по своей пышности приближается к оперению форм, имеющих предыдущий ген.

Среди материалов нашей станции имеются несомненно еще другие гены, влияющие на скорость оперения и пышность его, но они еще не достаточно выяснены.

7437. Sukli-ген, тормозящий развитие оперения на шее у «голошеек». Наибольший интерес этого гена мы видим в том, что для него можно с известной точностью указать приблизительное время и место возникновения.

Распространение голошеек из Семиградии указывает на то, что именно где-то здесь должна была впервые возникнуть эта мутация, а отсутствие у старых авторов указаний на существование подобных замечательных птиц говорит за возникновение голошеек в новейшее время.

Ссылка на скрещивание с индейками как на причину

возникновения голошеек, конечно, легендарна; мы упоминаем о ней только затем, чтобы отметить разницу между голошеестью «голошеек»-кур и индеек: у первых уже цыплята совершенно (рис. 7) лишены пуха на шее

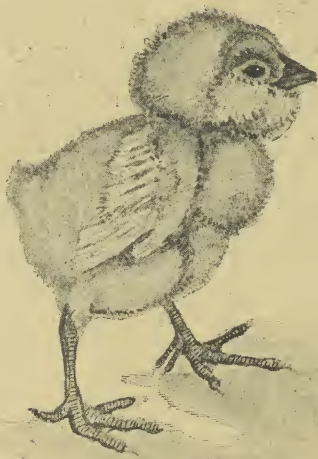
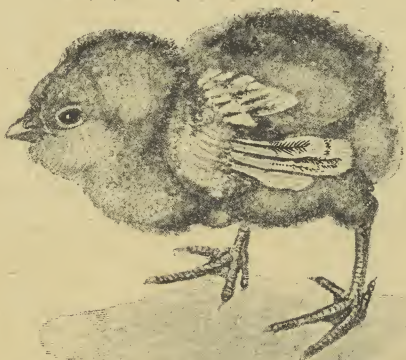


Рис. 4. Доминирование полидактилии. Пятипалый гибрид F₁ фавероль × орловского скрещивания. Rete-ген.



1.



2.

Рис. 5. Различная скорость развития оперения. 1. 6-дневный цыпленок орловской породы (asuke). 2. 7-дневный цыпленок азиатского типа (suke).



1.



2.

Рис. 6. Контуры тела и оперения у пышно- и плотно-оперенных кур. 1.—asuke. 2.—suke.

с самых ранних, доступных исследованию, стадий развития эмбриона, тогда как индюшата вылупляются с нормально опушенными шейками.

Известны две формы голошеек: одна из них имеет пучок перьев наподобие «банта» на шее, другая не имеет, так что надо допустить существование еще одного гена, изменяющего тип этой аномалии.

7441. Sule-ген, ген курчавоперости. Благодаря изгибу стержня пера на лицевую сторону, перья не прилежат к телу, а сильно оттопырены от него, сообщая курам «курчавый» вид, более удачно обозначаемый английским термином *frizzle*. В противоположность предыдущей, эта доминантная мутация возникла в самое отдаленное время.

7442. Suli-ген. Индобойцовые куры отличаются очень плотным, металлически-блестящим и скудным оперением. Гибриды их с павловской и орловской породами отличаются почти столь же характерным оперением (см. таблицы 5, 6, 7 и 14), что дает указание на существование у индобойцов специального гена, уплотняющего оперение. Впрочем, во втором поколении гибридов плотно оперенные формы преобладают как будто сильнее, чем можно было бы ожидать при моногибридной формуле скрещивания. Возможно, что здесь удастся установить не один ген.

7445. Suma-ген. Ген куроперости. Породы себрайт-бентамок и др. характеризуются отсутствием у петухов типичного петушьего оперения, которое здесь у обоих полов оказывается одинаковым. Обширные исследования Пеннетта показали, что себрайт-бентамки имеют доминантный ген, обозначаемый здесь, как *suma*, и менделирующий независимо от пола. По соображениям, подробно излагаемым нами ниже, в статье об окраске кур, мы полагаем, что *suma*-ген имеется вероятно и у всех обычных пород кур, но в хромозоме, свойственной лишь женскому полу.

В недавнее время Морган, на основании своих опытов с себрайт-бентамками, пришел к заключению о вероятном существовании двух генов «курперости», полагая, что только при одновременном наличии обоих генов возникает настоящая курперость, в противном же случае лишь промежуточная. Однако, обширные данные Пеннетта, охватившие сотни кур, кажутся нам более убедительными.

В наших скрещиваниях участвует близкий ген, идущий со стороны фарфоровых бентамок, который однако действует только на хвост. Грива и седло петуха при наличии этого гена имеют нормальный вид; но большие косицы хвоста не развиты и хвост имеет «куриный» вид. Однако, характер этого гена еще не выяснен достаточно, и мы воздерживаемся от установления для него символа.

745... Гены хохла кур.

7451. Sune-ген. Основной ген хохла, без которого голова оказывается гладкой.

Возможно, впрочем, что иногда слабый хохол возникает и в отсутствии *sune*-гена под влиянием гена *wele*.

В гетерозиготном состоянии проявление *sune*-гена сильно колеблется.

7452... *Suni*...-гены, гены—усилители хохла. Подобных усилителей вероятно имеется несколько, так как в разных породах развитие хохла подвержено сильным колебаниям. Однако, мы не знаем, существуют ли специальные усилители, ничем иным не проявляющиеся. Напротив,

усилителями являются некоторые гены гребня (*wele*-ген; тогда как *wene*-ген, является некоторым тормозом), таковы, вероятно, гены, влияющие на пышность оперения и зарегистрированные нами в другом месте. Подобным же образом рецессивный усилитель мы должны видеть в лице *akese*-гена, тогда как сам *kese*-ген является вероятно слабым тормозом.

7454. *Sunu*-ген. При наличии этого гена хохол принимает раскидистую форму, свойственную подавляющему большинству хохлатых кур. Выпадение его изменяет форму хохла в своеобразную, сжатую с боков и свойственную как будто лишь одним павловским курам (см. рис. 8). Ген этот оказывается сильно сцеплен с *gidu*-геном, о чем см. ниже главу о генетической топографии.

7461. *Suque*-ген. Ген, вызывающий развитие бак и бороды на голове кур. Установленный нами первоначально для «гена бороды» особый символ 7462 оказывается лишним, так как и бак и борода вызываются вероятно одним и тем же геном. По крайней мере нам не удалось до сих пор наблюдать раз'единения этих элементов оперения.

747. Гены оперения ног. Одна из труднейших областей генетики кур, благодаря наличию нескольких генов и колебаниям в их доминировании. Наши собственные эксперименты укладываются в такую схему.

7471... *Suse*-ген или гены, вызывающие основную рецессивную лохмоность, свойственную, напр., павловской породе. При этой лохмоности плюсна покрыта более или менее прижатыми перьями как с наружной, так и с внутренней стороны. Пальцы покрыты все и почти одинаково, на голени развит «ястребиный клок». (Табл. 18, рис. 1 и 2).

7473. *Suso*-ген; тормоз лохмоности, вызываемой предыдущими генами. В гетерозиготном состоянии часто подавляет оперение плюсны не совсем, так что остаются следы лохмоности, но в общем менделирует совершенно правильно. Лохмоность *suso*-гетерозиготы отличается от *asuso*-форм всегда отсутствием оперения на внутренней поверхности плюсны. В одном из опытов в F_2 получено 120 *suso*-форм и 44 *asuso*-форм, т.-е. почти идеальное совпадение с отношением 3:1.

7474. *Susu*-ген. Как подробнее излагается ниже, в статье о лохмоности, *susu*-ген вместе с следующим геном

susta являются генами доминантной лохмоности. Более точно формулировать действие *susu*-гена пока не удалось, но он имеет какое-то отношение к развитию так называемых «концевых пучков» пушинок или перышек на конце средних пальцев. Подобная лохмоность, вызываемая одновременным действием *susu* и *susta*, выделена из Брама и изображена на табл. 18, рис. 5 и 6.



Рис. 7. Голошейка-цыпленок от скрещивания петуха-голошейки с нормальной англобойцовой курицей. Sukli-ген.



Рис. 8. Сжатая «павловская» форма хохла. Павловский петух. Asunu-ген.

7475. Susta-ген. Более распространенный ген доминантной лохмоногости, большей частью однако не дающий типичных «концевых пучков», но зато часто сопряженный с некоторым недоразвитием внешних пальцев (см. *rese-ген*). Является ли это недоразвитие результатом действия самого *susta*-гена или какого-либо самостоятельного гена—не совсем ясно.

7477. Susti-ген. Наличие этого гена вызывает развитие на внутренней стороне пяток нескольких слабых пушинок, во взрослом состоянии или исчезающих, или заменяющихся совершенно рудиментарными перышками. Несмотря на крайнюю незначительность этого признака, менделирует он вполне отчетливо. Susti-ген выделен нами из куропатчатых виандотов. (Табл. 18, рис. 3 и 4).

748... Гены хвоста (перьев, образующих хвост).

7482. Suti-ген. Вызывает непрерывный рост косиц хвоста, свойственный японским длиннохвостым породам: тоза, иокогама и др. Принимая во внимание, однако, разнообразную длину хвоста у представителей разных пород, можно думать, что существует не один ген подобного действия, а несколько. Давенпорт (1906) показал промежуточный характер доминирования этого гена, но в его скрещивании принимала участие кохинхинская курица, у которой должен был иметься доминантный тормоз хвоста в лице описанного выше *suke*-гена, чем вероятно и маскировалось доминирование *suti*-гена.

8... Гены окраски. Генетике окраски кур ниже нами посвящается специальная статья, почему гены окраски перечисляются здесь лишь вкратце.

8114. Tedu-ген. Основной ген окраски, необходимый для развития окраски. В его отсутствии получается альбинизм. На окраску глаз не оказывает влияния, чем отличается от аналогичных генов млекопитающих, и поэтому проведенную нами ранее (1921) идентификацию альбинизма кур и млекопитающих мы считаем неправильной.

8115. Tefa-ген, второй основной ген цветности, описанный Бэтсоном, нами не наблюдался.

8215. Tifa-ген. Меланистический ген, распространяющий черную окраску на все оперение (в отсутствии некоторых его антагонистов). Однако, в присутствии *tode*-гена *tifa*-ген распространяет уже не черную, а грязно-белую окраску и превращается в своего рода альбинотический, но доминантный ген.

8251. Tine-ген. Затемняет окраску оперения курицы, но особенно ярко проявляется в цыплящем возрасте, вызывая развитие «дикий» полосатой окраски цыплят, свойственной большинству птиц отряда куриных. Входит в состав дикой банкивской курицы, с полом не сцеплен.

8311. Tode-ген. Подавляет развитие черного пигмента, ослабляя его до «голубого» (в гетерозиготном состоянии) или до грязно-белого (в гомозиготном состоянии). Наиболее эффектно проявляется у андалузских голубых кур, но может действовать и на обыкновенную «черногрудую» окраску, ослабляя в ней черный пигмент. Пример гена, действие которого сильно меняется с переходом от гомо- к гетерозиготному состоянию, что может быть объяснено, однако, отталкиванием с еще одним геном (Е по Липпинкотту, 1921; см. ниже главу о топографии).

8312. Todi-ген. Ген доминантного (эпистатического) альбинизма, имеющийся у белых леггорнов.

8315. Tofa-ген. Ген сложного действия, подавляющий развитие черного пигмента на груди петухов, ослабляющий половой диморфизм окраски, распространяющий желтый или белый цвет по всему оперению.

8316. Tofe-ген. Ген «куроцветности», окрашивающий петухов в куриный окрас. До сих пор наблюдался лишь

одновременно с геном «куроперости» (см. выше 7445), но несравненно вероятнее, что это два самостоятельных гена, находящихся лишь в сцеплении (см. подробно ниже, статью об окраске кур).

8351. Tone-ген. Ген, исследование которого прервалось, осветляет окраску кур в своеобразную белесоватую, напоминая этим *tuge*-ген, но наследуется без сцепления с полом.

8421. Tuge-ген. Ген «серебристой» окраски, доминирующий над «золотистой» окраской. Впервые отмечен Гагедурном у голландских кур Ассендельвер, затем исследовался Давенпортом и Стертевентом у брама, Гудалем и Гальданом у плимутроков. Наследуется в сцеплении с полом, заменяя золотистые места в оперении белыми. На черный пигмент не действует.

8441. Tule-ген. Недостаточно исследованный интересный ген, наиболее заметно проявляющийся красным пигментом в окраске петухов и рыжим у кур. Давенпорт (1912) предполагал сцепление с полом этого гена, но наши наблюдения противоречат такому представлению. Исчезновение этого гена у *atule*-форм дает близкую к черной, но рецессивную окраску.

8521. Trage-ген. Заведует распределением пигмента, вызывая поперечно-полосатую окраску пера, свойственную, напр., породе плимутрок. Наследуется в сцеплении с полом.

8535. Trakla-ген. Вызывает светлую окраску ствола пера, особенно заметную при темной окраске пера, и некоторые другие детали рисунка пера. Заметен главным образом у кур или вообще на курином наряде.

8541. Trale-ген. Вызывает осветление окраек перьев, главным образом гривы и седла петухов и гривы кур. При *atuge* дает золотистую гриву, как у обыкновенных черногрудых петухов, или светлее, в зависимости от других генов; при *tuge* дает белую, «серебристую» гриву.

8571. Trase-ген. Необходим для получения сплошной окраски пера. В его отсутствии возникает «ситцевый» окрас, концы перьев оказываются белыми (рис. 9). Повидимому, существуют два гена, сходные по внешности, так, в одном скрещивании два «ситцевых» производителя дали все сплошь окрашенное потомство.

8572. Trasi-ген, распределяющий черный пигмент. В его присутствии черный пигмент может распространиться по всей поверхности пера и дать сплошную черную окраску птицы. У *atrasi*-форм, наоборот, середина пера освобождается от черного пигмента и остается рыжей («золотистой») при *atuge* или белой, если рыжий пигмент подавляется *tuge*-геном. Польские куры, падуанские, себрайт-бентамки и др. являются *atrasi*-формами.

8581. Trate-ген вызывает образование мелких белых кончиков в виде «искорок» на перьях, главным образом, головы и верхней части гривы, а также первых маховых перьев, их кроющих, и перьев голени.

891... Гены окраски кожи.

891451. Trudune-ген. Управляет белой окраской лица испанских кур. Доминирование его однако не полно, и трудно решить, какая окраска лица является доминирующей, красная или белая.

891461. Truduque-ген, заведующий белой окраской ушной мочки. В некоторых случаях доминирует вполне отчетливо, в других неясно. Как и по отношению к предыдущему, пока остается неясной причина этих колебаний, быть может зависящая от наличия добавочных генов.

8916... Гены окраски ног.

891621. Trufege-ген. Вызывает желтую окраску ног. Наследуется в сцеплении с полом. Желтоногие птицы имеют и жир окрашенным в желтый цвет. Черная окраска ног вызывается *tifa*-геном, так что установление спе-



Рис. 9. Atrase-перо с белым пятном на конце.

циального символа (89163), как сделано нами в «Проекте» (1921), оказывается излишним.

891641. Trufele-ген. Вызывает эпистатическую белую окраску ног. С полом не сцеплен; trufele-формы имеют жир тоже беловатый, а не желтый.

893... Гены окраски известковых образований, скорлупы.

893511. Truklade-ген. Вызывает образование бледной палевой окраски яйца.

893521. Truklage-ген,—усилитель окраски скорлупы до бурой, свойственной многим тяжелым азиатским породам: кохинхин и др.; наследуется без сцепления с полом (от матери может перейти и к дочери). Помимо этого главного усилителя, существует вероятно несколько генов усилителей более слабого значения.

893531. Truklake-ген эпистатического белого окраса скорлупы. Нами намечен такой ген при исследовании павловской породы, что вполне совпадает с недавно опубликованными наблюдениями Пеннетта. Последний при этом отмечает некоторое, вероятно гаметическое, взаимодействие этой белой окраски скорлупы с черной окраской пера (tifa-геном) и инстинктом насиживания (fora-геном); см. ниже главу о генетической топографии.

Существует еще несомненно наследственная слабозеленоватая окраска скорлупы, свойственная, напр., наблюдавшимся нами англо-бойцовым курам, но выделить соответственный ген еще не удалось.

894... Гены окраски внутренностей.

8941. Trule-ген. Вызывает развитие черного «пегр-ского» пигмента в коже, надкостнице и пр. С полом не сцеплен.

8954. Trunu-ген. Вызывает развитие красного ириса, доминирующего над желтым ирисом.

Кроме того, окраска глаза зависит от целого ряда других генов, зарегистрированных выше: trule, tifa, tule, tode(?).

91... Гены гребня кур. (См. табл. 19 и 20).

9111. Wede-ген. Основной ген гребня. Мы вводим здесь этот символ для того, чтобы отметить, что куры без него еще не известны. Исследованные Бэтсоном и Пеннеттом куры бреда, конечно, имеют этот ген, но гребень у них неразвит благодаря отсутствию gidu-гена, необходимого для правильного развития передней и средней части гребня. Все же куры, имеющие нормально развитые ноздри (gidu - формы), имеют и развитой гребень.

При скрещивании кур с цесарками гибриды получают совершенно гладкую голову. Следовательно, с одной стороны, у цесарок должен иметься тормоз для гребня (9131, weke-ген), а с другой стороны—у кур должен иметься ген, тормозящий развитие своеобразной шишки цесарок.

9141. Wele-ген. Ген—раздвоитель гребня. В гетерозиготном состоянии wele-ген дает «игрековидный» гребень, раздвоенный в задней части на большем или меньшем протяжении. Гомозиготные wele-формы оказываются неизменно высоконоздрями (agidu) с недоразвитым гребнем, очевидно благодаря полному отталкиванию wele-гена и gidu-гена. Wele-гену обязаны своей формой двурогие гребни кривокерв и ля-флешей.

9142. Welі—ген, усиливающий действие предыдущего гена, так что гребень оказывается разделенным на два параллельных гребня или почти так. Нами выделена семья кур, где этот признак ясно наследуется, доминируя над обычным слабым раздвоением.

9151. Wene-ген. Общеизвестный ген «розовидного» или «венчиковидного» гребня.

9161. Weque-ген. Столь же известный ген «стручковидного» или «гороховидного» гребня *).

9165. Wera-ген, вызывающий перед концом листовидного гребня образование двух смотрящих в стороны добавочных рожков. В некоторых достаточно обширных скрещиваниях дает ясные менделевские моногибридные отношения, в других же скрещиваниях дает недостаток таких «коронок». (См. табл. 19).

917... Гены, изменяющие число зубцов гребня, не разобраны.

9195. Wexa-ген, связанный со свисанием на бок гребня кур.

К перечисленным генам мы добавим еще один, намеченный нашими исследованиями павловской породы, именно летальный ген. Летальным генам в последнее время уделено много внимания, и для животноводства они имеют, вероятно, даже больше значения, чем для чистой биологии.

Летальными генами Морган и его сотрудники называют такие гены, которые имеют более или менее выраженное вредное, губительное действие на организм и в большинстве случаев приводят его к смерти. Часто никакого внешнего проявления эти гены не имеют, и о их наличии часто можно бывает заключить только по наблюдениям над манделированием каких-либо «соседних» с ними генов.

Повидимому, с одним из таких генов, оказывающим губительное действие, имеем дело мы в нашем изучении генетики павловских кур. Заключаем мы о его наличии в наших скрещиваниях по тому, что гибриды павловской породы с целым рядом других пород дают столь кволых цыплят, что они почти не поддаются воспитанию и гибнут, начиная с эмбриональных стадий в таких условиях, в которых их сверстники и даже ближайшие родственники живут более или менее благополучно.

Подробнее об этом будет сказано в статье о «генетике яйца».

Классификация летальных генов по десятичной системе затруднительна, так как часто мы совершенно не можем судить о том, в какую категорию их можно отнести. Очевидно, что любое сильное изменение как в физиологии, так и в морфологии какой-либо важной системы органов может оказать смертоносное действие; и так как соответствующие особи погибнут прежде, нежели мы сможем их исследовать, то мы и не сможем судить о характере изменения, вызываемого ими.

В виду этого будет удобнее все летальные гены отнести в особую, совершенно, конечно, сборную группу, для чего можно выбрать группу 90 (wa), и далее все описываемые летали перечислять по порядку, признавая невозможность их детальной классификации. Следуя этому принципу, мы присвоим упомянутому леталю кур, если его удастся выделить с достаточной ясностью, символ 9000, waба. В тех же случаях, если леталь может быть охарактеризован соседством с каким-либо другим внешне проявляющимся геном, его можно обозначать прибавлением к окончанию названия этого гена слога «wa». В последнее время летальное действие в гомозиготном состоянии указано для генов rode и sule.

*) Странное различие между обоими этими генами пытается установить Небурс (1914-17), считая один из них за аллеломорф к простому, а другой за модифицирующий ген. Однако, следуя его схеме, можно с одинаковым успехом считать аллеломорфом к простому гребню и wepe и weque. Мы не видим основания к проведению такого различия и считаем правильнее рассматривать так пары аллеломорфов, употребляя самую краткую характеристику их: wepe—широкий гребень, awepe—узкий гребень; weque—низкий гребень, aweque—высокий гребень. Отсюда простой или «листовидный» гребень придется рассматривать как «узкий высокий», розовидный—как «широкий высокий», стручковый—как «узкий низкий» и ореховидный—как «широкий низкий». (См. табл. 19).

Генетика окраски оперения кур

Окраска кур является очень сложной главой генетики этой птицы по обилию генов, принимающих участие в ее определении. В этом отношении курица уже теперь оставляет позади себя и кроликов, и морских свинок, и других исследованных млекопитающих и птиц, а между тем в генетике окраски кур остается сейчас еще достаточно темных мест, для того, чтобы считать, что число генов окраски кур дальнейшими исследованиями будет значительно увеличено. Тем не менее в настоящее время генетическая структура окрасок большинства пород нам представляется более или менее понятной, почему мы и считаем полезным представить настоящий очерк генетики окраски кур в том виде, в каком мы ее себе представляем на основании, главным образом, собственных наблюдений над скрещиваниями кур нашей станции.

Уже первые исследователи генетики кур начали наблюдения над ее окраской, а Давенпорт (1906) в своем первом отчете об опытах Станции Экспериментальной Эволюции привел данные, касающиеся почти всех тех генов, которым посвящаем дальнейшее изложение и мы. Но тем не менее только знакомство с целым рядом новых комбинаций этих генов позволяет нам выяснить более или менее удовлетворительно их физиономию.

В настоящее время мы имеем сведения о следующих 17 генах окраски кур:

- 8114. Tеду—основной ген цветности.
- 8115. Tефа—второй основной ген цветности.
- 8215. Tифа—«меланистический» ген.
- 8251. Tине—«дикий рисунок» пуха.
- 8311. Tоде—«голубой» ген, ослабитель черного пигмента.
- 8312. Tоди—тормоз окраски, доминантный белый цвет.
- 8315. Tофа—ген сложного действия, ослабитель и распределитель.
- 8316. Tофе—ген «куроцветности».
- 8351. Tоне—ослабитель; недоисследован.
- 8421. Tуге—«серебристый» ген.
- 8441. Туле—ген «красного» верха петухов.
- 8521. Траге—ген поперечно-полосатого рисунка пера.
- 8535. Тракла—ген «белого штриха».
- 8541. Трале—ген, осветляющий края перьев.
- 8571. Тразе—ген, окрашивающий концы перьев, сплошность цветного по белому.
- 8572. Траси—ген сплошности черного по рыжему.
- 8581. Трате—ген белых кончиков перьев («искры»).

Анализ генетики окраски кур по отношению по крайней мере к перечисленным 17 генам будет считаться законченным лишь тогда, когда будут исследованы все возможные комбинации их. Однако, 17 генов дают 2^{17} комбинаций, т.е. 131072 комбинаций. Исследовать их все, конечно, не представляется возможным, но достаточное знакомство с действием отдельных генов может помочь в известной степени предсказать результат их дальнейших сочетаний. Поэтому мы переходим к описанию отдельных генов.

К сожалению, условия печати не позволяют нам излагать детально весь накопленный экспериментальный материал, и нам приходится ограничиваться лишь самыми суммарными данными.

TEDU-ГЕН (8114).

Наличие теду-гена необходимо для образования всякой, кроме белой, окраски пера. В отсутствии теду, у atedu-форм перо окрашено в чисто белый цвет, а пух— в более или менее светло-желтый, разных оттенков в зависимости от остальных частей формулы. Среди белых перьев почти всегда встречаются отдельные перья от части бледно окрашенные, при чем по характеру этих бледно-

окрашенных участков можно судить об остальной части формулы.

Большинство белых кур являются atedu-формами, и их часто называют альбиносами. В «Проекте десятичной символики» мы отнесли альбиносов кур в одну категорию с альбиносами млекопитающих, присвоив основному гену цветности кур тот же символ 8111. Однако, ближайшее знакомство с курами-альбиносами показало нам, что отождествлять белых кур с альбиносами млекопитающими невозможно. Главным различием тех и других являются глаза. В то время как альбинизм млекопитающих характерным образом связан с недоразвитием пигмента в глазах (розовые глаза aa-кроликов и мышей, розовые глаза pp-кроликов и морских свинок, голубые глаза xx-кроликов, венских *), у кур, как и у индеек и у других птиц (кроме голубей), альбинизм оперения несколько не отражается на окраске глаза. При этом однако другие гены окраски кур, напр., tifa-ген, trule, tule (?) и tode (?), оказывают влияние на глаз, так что независимость окраски глаза от теду-гена не вызывается какой-либо особой независимостью окраски глаза кур вообще.

Вторым отличием белых atedu кур от альбиносов млекопитающих является то, что по пуху atedu цыплят можно сделать некоторые заключения об остальном их генотипе. Так, одни альбиносы-цыплята имеют более яркий желтый окрас пуха, что соответствует atuge-формам. Другие (tuge-формы), наоборот, имеют пух беловатый, иногда почти белый, так что о наличии tuge-гена можно судить с большой уверенностью. Среди фарфоровых бентамок в птичнике станции имеются расщепления, в которых альбиносы-цыплята также бывают то более зеленоватыми, то более розоватыми, и эта разница еще заметнее оказывается в первом оперении. Зеленоватые альбиносы одеваются первым пером не чисто белым, а с легким серым рисунком, в то время как розоватые альбиносы сразу же одеваются чисто белым пером (у зеленоватых серый рисунок исчезает после первой линьки). Какой именно ген вызывает развитие временного бледно-серого рисунка, пока еще не удалось выяснить (во всяком случае это не tuge), но возможность различать категории зеленоватых и розоватых альбиносов несомненна.

Окраска цыплят-плимутроков характеризуется черным пухом с беловатым пятном на загривке. В одном из скрещиваний (плимутроков с орловцами) нами были получены цыплята-альбиносы, пух которых был не чисто светлым, а имел темные кончики, благодаря которым становилось отчетливо заметным на бледно-сероватом фоне светлое затылочное «плимутроковое» пятно, вызываемое trage-геном. Таким образом, на фоне светлого пуха atedu цыплят можно замечать менделирование по крайней мере трех генов: tuge, trage и неизвестного гена бентамок.

Что касается белого окончательного оперения atedu-кур и петухов, то оно редко бывает безукоризненно белым. Тщательный осмотр обыкновенно дает в руки одно-два пера, отчасти бледно-и размыто-окрашенных. Окраска эта бывает или сероватой, до черноватой и изредка даже до черного, или рыжеватой. И по этим отметинам можно иногда сделать заключение о криптомерной окраске, о генотипе альбиноса.

Наконец заслуживает внимания и то, что альбиносы оказываются в полной мере способными вырабатывать черный пигмент в коже, надкостнице и оболочках внутренних органов, вызываемый trule-геном, так что этих белых кур ни в коем случае нельзя считать лишенными способности вырабатывать пигмент вообще.

Перечисленные особенности рецессивных белых кур atedu проводят достаточную разницу между ними и

*) Символы aa, pp, xx употребляются в смысле Baur'a и Par'a.

альбиносами - млекопитающими и скорее сближают их с крайними степенями пегих животных. Однако то, что было сказано о пухе atedu цыплят, достаточно отделяет их и от пегих животных, почему мы и установили для рассматриваемого гена символ 8114 в группе 811, основных генов цветности, необходимых для развития окраски вообще.

В скрещиваниях Аниковской станции (и ее временного Тульского отделения) принимали участие альбиносы виандотты, орловцы, бентамки и кохинхины и некоторые другие, и все оказались относящимися к atedu-генотипу. Особое место, отводимое Давенпортом белым кохинхинам, белым якобы благодаря отсутствию всех генов окраски, кроме основного гена цветности, на нашем материале не подтвердилось. Мы сомневаемся в том, чтобы вообще могли быть куры белые по такой причине, так как глубочайшие из наблюдавшихся нами рецессивов, имеющих tedu и tefa, вполне окрашены и имеют еще несомненно очень богатую формулу окраски (см. ниже).

Менделирование tedu-гена происходит совершенно правильно. Примером этого может служить гнездо бентамок. Tedu-гетерозиготы во втором поколении дали 49 окрашенных и 7 белых. При обратном скрещивании гетерозиготных курочек с альбиносом-петухом получено 75 окрашенных и 85 белых *).

Последнее скрещивание отвечает на вопрос и о том, не сцеплен ли tedu-ген с полом, подобно тому, как это отмечено для некоторых голубей (*Streptopelia*). Скрещивание кур гетерозиготных по tedu с atedu-петушком дало:

| | |
|-------------------------------|----|
| Петушков окрашенных | 24 |
| Петушков белых | 25 |
| Курочек окрашенных | 19 |
| Курочек белых | 28 |

Появление белых петушков и цветных курочек доказывает независимость tedu-гена от пола.

В описываемом скрещивании как раз наблюдалось распадение альбиноотических цыплят на две категории, «розовых», одевавшихся чисто белым первым же пером, и «лимонных», одевавшихся первым пером с бледным серым рисунком. Во всем гнезде в совокупности было получено 30 лимонных и 40 розовых. Однако, в потомстве одной курочки настоящих лимонных не было получено вовсе. Два были описаны как лимонные, но оделись чисто белым пером; третий был описан как лимонный с (?); оперение его осталось не исследованным. Если выделить эту курицу, то в потомстве оставшихся трех будет 27 лимонных и 30 розовых, а в потомстве курочки № 1047 3 сомнительных лимонных и 11 розовых.

Какого-либо отношения к полу «лимонный» окрас пуха и серый рисунок первого оперения не имеет. Среди самцов найдено 8 лимонных и 12 розовых, среди самок 12 лимонных и 8 розовых, что при небольшом числе цыплят можно принять за равномерное распределение среди полов, как лимонных, так и розовых.

ТЕФА-ГЕН (8115).

В известном, изученном Бэтсоном и Пеннеттом, скрещивании двух белых кур, давшем сплошь окрашенное потомство, участвовал очевидно второй ген цветности. В нашем птичнике этого второго альбинизма пока не наблюдалось. Мы выскажем поэтому только несколько соображений в пользу того, что этот ген следует отнести в категорию «основных генов цветности» (81...). Возможно два толкования случаев, в которых два альбиноса дают цветное потомство. Можно толковать их так, как истолкован соответствующий случай скрещивания двух белых горошков, или по типу львиного зева. Для получения окраски у львиного зева необходимо наличие основного гена цветности и затем генов, которые на основе бледно-желтоватой окраски, даваемой основным геном, развивают уже настоящую окраску. Поэтому можно иметь два типа

неокрашенных; один тип, лишенный основного гена, другой—лишенный всех изменяющих факторов (генов), но имеющих основной ген (конечно еще третий тип, лишенный и того и другого).

Как было упомянуто выше, для кур мы не знаем таких форм, которые, имея основной ген цветности, были бы лишены всех остальных и потому были бы белы. Второго сорта белых кур Бэтсона тоже не может быть признан за тип, лишенный всех генов, вызывающих развитие окраски помимо tedu-гена. Таких вполне рецессивных кур вряд ли возможно получить без специальной менделистической селекции.

Гораздо вероятнее такое толкование. Для того, чтобы мог развиваться пигмент какого бы то ни было цвета, необходим длинный ряд процессов, который схематически можно изобразить так:

$$A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E \rightarrow F \rightarrow G \text{ и т. д.}$$

Развитие пигмента осуществляется лишь тогда, когда налицо представлена вся цепь неразрывно. Достаточно выпасть какому-либо звену, пигмент не развивается, получается альбинизм. Отсюда теоретически возможно возникновение не одного и не двух альбинизмов, а неопределенно большого числа, в соответствии с числом звеньев в цепи. Каждый ген, мутационное изменение которого вызовет выпадение того или другого звена, будет «основным геном цветности», так как без него будет возникать альбинизм. У кур очевидно подобная теоретическая цепь порвана в двух местах. Один прорыв вызван мутацией tedu-гена, другой—мутацией tefa-гена. В дальнейшем можно ожидать еще появление различных других альбинизмов; возможно, что они уже и имеются среди массы беспородных птиц, и в этом отношении русским исследователям представляется благодарное поле исследования. Надо приобретать из разных мест белых кур и скрещивать их друг с другом, в надежде получить цветное потомство.

В упомянутом скрещивании двух белых кур первое поколение гибридов (F_1) было сплошь окрашенное, и второе поколение F_2 распалось на 9 частей окрашенных и 7 частей белых.

| | | |
|------------------------|---|-------------|
| Tedu, tefa | 9 | окрашенных. |
| Tedu, atefa | 3 | } 7 белых. |
| Atedu, tefa | 3 | |
| Atedu, atefa | 1 | |

Из того, что в F_2 получилось правильное отношение 9:7, следует, что tedu и tefa наследуются совершенно независимо друг от друга.

ТИФА-ГЕН (8215).

Tifa управляет развитием черного пигмента в пуху и в пере, увеличивая отложение его, что особенно заметно проявляется у кур (самок). Однако, дать более точное определение его очень трудно, в такой степени его проявление зависит от других генов. Название «меланистический» приложимо к нему тоже очень условно, так как этот же самый ген в известных комбинациях вызывает сплошную белую окраску и оказывается не меланистическим, а альбиноотическим.

Наиболее эффектно проявляется tifa-ген у сплошь черных пород: лангшаны, минорки, черные орпингтоны и пр. Однако, сплошная черная окраска, во-первых, может повидимому получиться и в отсутствии tifa, о чем будет сказано ниже, при описании tule-гена (при этом однако пух будет светлым); а во-вторых, черный сплошной окрас пера получается лишь в результате 1—2 комбинаций генов. Наиболее распространенной при этом является такая:

Tedu, tefa, tifa, atode, atodi, atule, atrage, atrakla, atrale, trase, trasi, atrate. (Остальные гены значения повидимому не имеют).

Замена хотя бы одного гена его аллеломорфом более или менее сильно нарушает окраску. Замена tedu на atedu, tefa на atefa, atodi на todі, atode на tode вызовет изменение черной окраски в белую; tule вызовет развитие

*) Липпинкотт в последнее время наблюдает случай не совсем правильного менделирования tedu-гена, заставляющий его предполагать участие какого-то летательного гена (Lippincott, 1923).

красных плеч (всегда ли?); trage вызовет поперечную полосатость пера; trakla, trale, trate, atrase и atrasi вызывают появление на перьях различного вида отметин, о чем подробнее будет сказано ниже, при описании соответствующих генов.

Tifa обычно более заметен на курах, чем на петухах. Если к дикой, банкивской формуле прибавить tifa-ген, то окраска петуха почти не изменится. Только при внимательном осмотре будет видно, что золотистые перья гривы и седла получили красивые черные ланцеты вдоль стержня, а коричневый треугольник на сложенном крыле стал черным. Курица же наоборот из более или менее рыжей или оливковой превратится в черную, только с золотистой гривкой и некоторыми мелкими отметинами на перьях. Так же сильно в общем изменится и окрас цыпленка в виде общего почернения, особенно верхней стороны тела.

Если в формулу дикого петуха предварительно ввести tode-ген, превращающий черный пигмент в белый (в гомозиготном состоянии), то введение tifa также мало отразится на окраске петуха. Курица же, бывшая рыжей с белыми отметинами, под действием tifa-гена превратится в сплошь белую. Произойдет это потому, что тот пигмент, который под действием tode-гена превращается в белый, распространится по поверхности всего оперения. В результате tifa-ген, бывший только-что меланистическим, превратится в альбиносический.

Липпинкотт в своем исследовании голубой окраски описывает под символом Р ген «черного пигмента», замена которого на его аллеломорф дает белую окраску. Поэтому андалузских кур он считает РР, а белых виандоттов, белых плимутроков—pp-формами. Здесь имеется известное смешение понятий. Белые виандотты и белые плимутроки отличаются от андалузов отсутствием основного гена цветности, будучи atedu-формами. Однако tedu-ген, как мы видели, вовсе не вызывает развития «черной пигментации», а развитие пигментации вообще. Черная же пигментация андалузов получается благодаря тому, что они имеют одновременно два гена, tedu и tifa (в сопровождении остальных перечисленных выше, необходимых для развития черной сплошной окраски). Белые плимутроки и вероятно также и белые виандотты, происходящие от серебристых, имеют тоже tifa-ген, поэтому введение к ним tedu-гена дает сразу черную окраску, как если бы черная окраска вызывалась только этим одним геном. Конечно, как мы знаем уже, и tedu-ген вызывает окраску только в присутствии tefa-гена, и вероятно еще других, пока не менделирующих. Но при современном уровне наших сведений говорить о том, что андалузы отличаются от белых плимутроков наличием гена, вызывающего черную пигментацию, уже невозможно.

Tifa-ген в состав дикой, банкивской окраски не входит. И так как он доминирует над atifa-аллеломорфом, то нужно признать, что он возник путем доминантной мутации уже за время одомашнивания. Возникновение его однако надо признать относящимся уже к древнейшим эпохам одомашнивания курицы, так как он свойствен самым разнообразным породам, именно: лангшанам из числа китайских, миноркам, испанцам из числа средиземноморских, павловским, падуанским, польским из числа хохлатых. Вероятно он же имеется и у суматрских кур, не говоря уже о новейших породах: плимутроках, черных орпингтонах, андалузах и пр.

Из числа ближайших родичей банкивского петуха черный окрас свойствен Gallus varius (оперение его, собственно говоря, зеленое, но вероятно зеленый оттенок основан на структурных особенностях пера, а не на пигменте). Было бы крайне интересно попытаться выяснить природу этого черного окраса *).

Менделирование tifa-гена происходит, вообще говоря, вполне нормально. Нами получены довольно обширные

вторые поколения гибридов с павловской породой, где типичное отношение 3:1 реализуется таким образом:

| Скрещивание | Найдено: | | Ожидалось: | |
|----------------------------------|----------|-------|------------|-------|
| | tifa | atifa | tifa | atifa |
| Павловско-индийское | 120 | 44 | 123 | 41 |
| Павловско-орловское | 45 | 20 | 48,8 | 16,3 |
| Павловско-феверолеовое | 84 | 37 | 90,7 | 30,3 |
| | 249 | 101 | 262,5 | 87,6 |

Небольшой избыток atifa-форм объясняется вероятно тем, что в этих чрезвычайно сложных скрещиваниях у некоторых генотипов констатировать tifa-ген очень затруднительно, особенно в цыплящем возрасте. Впрочем не исключена возможность и более интересного объяснения меньшей жизнеспособностью tifa цыплят. Подсчет тех скрещиваний, где ожидалось отношение 1 tifa:1 atifa, обнаружил тоже небольшой недостаток tifa-цыплят. Всего возникло 129 tifa и 153 atifa-цыплят. В итоге, по всем приведенным скрещиваниям, следовательно, ожидалось 403 tifa-формы и 229 atifa, получено 378 tifa и 254 atifa. Вероятная ошибка ± 8 . Наблюдаемое отклонение в 3 раза более вероятного, что позволяет допускать реальность некоторого незначительного превышения atifa-форм над tifa-формами, тем более, что в обратных скрещиваниях tifa и atifa—категории определялись с полной несомненностью.

Если принять, что полученное вместо 1:1 отношение 0,84:1 отражает соответствующий недостаток менее жизнеспособных tifa-цыплят (или tifa-гамет), то отсюда можно вычислить и то отношение, которое должно получиться вместо типичного отношения 3:1. Это новое ожидание будет 2,41:1. Замечательным образом фактически получено 249:101, или 2,46:1, т.е. почти точно то, что предсказывалось.

Дальнейшие исследования должны показать, имеем ли мы дело здесь с каким-либо летальным действием самого tifa-гена, или вблизи него локализован какой-либо другой ген летального действия.

TINE-ГЕН (8251).

Tine-ген необходим для образования так называемой «дикой» окраски пуха цыплят. Подобная окраска широко распространена в различных видоизменениях в птичьем царстве, особенно у куриных, куликов и так далее, и считается имеющей покровительственное значение. Цыпленка домашней курицы, обладающие tine-геном, имеют окраску рыжеватую-коричневую со спинкой, несущей девять продольных полосок разных цветов. Средняя из них, самая широкая, коричневая, обрамлена двумя узкими, но резкими черными полосками, за которыми следуют две светлые, беловатые полосы, за ними снова черноватые или коричнево-черные, а снаружи от них располагаются светло-коричневые, бледнеющие к бокам и постепенно переходящие в светлый низ. На голове цыпленка располагается тоже довольно резкий рисунок, из элементов которого наиболее заметны коричневая, чернообрамленная, заостряющаяся кпереди стрелка на темени и черно-коричневые черты, проходящие чрез глаз, от уха к углу рта.

Таковы цыплята, например, некоторых бойцовых кур, куропатчатых виандоттов, куропатчатых итальянцев, бурых леггорнов и др. Если от такой окраски отнять tine, то пух цыплят резко изменяется, становясь совсем светлым, розоватым. Разница tine-форм, от atine-форм в цыплящем возрасте очень отчетлива, менделирование идет совершенно правильно и потому tine-ген может с удобством употребляться при многих генетических опытах.

Внимательное рассмотрение окраски atine-цыплят сплошь и рядом обнаруживает у них очень-очень бледный дикий рисунок, по крайней мере в виде белых продольных полос на спинке. Поэтому tine надо толковать не в качестве создателя «дикого» рисунка, а в качестве затемнителя, почему мы и относим его в 82...-ую группу.

*) В недавнее время совершенно черная птица была получена в F₂ скрещивания G. bankiva и G. varius (см. Пеннетт, 1923, 36).

Если, однако, разница между *tine* и *atine* в цыплящем возрасте ясна, то во взрослом оперении, напротив, она сильно ступшевывается. Черногрудые красные петухи *tine* и *atine* неразличимы (по крайней мере на имеющемся в нашем распоряжении материале мы не могли с уверенностью установить различий в окраске бойцовых петухов *tine* и *atine*, но птицеводам-любителям, повидимому, известны какие-то различия). Что касается кур, то в их оперении *tine* отличимо от *atine*, но крайне трудно описуемо словами. *Tine*-куры, имеющие в общем «дикую», т.-е. близкую к банкивской окраску, темнее чем *atine*. Это зависит от развития более или менее густого черноватого или коричневатого крапа на контурных перьях, особенно на спине (см. рис. 10, 11). Спина благодаря этому получает оливковый оттенок, на котором становятся резко заметными некоторые другие элементы окраски, например, «белое остоволье», вызываемое *trakla*-геном.

Относительно проявления *tine*-гена на фоне различных других окрасок нам мало известно. *Tuge* резко изменяет окраску пуха *tine*-цыплят, так как основной коричневатый фон *tine*-цыплят переходит в лимонный или зеленоватый, на котором белые полосы становятся малозаметными, а черные выступают наоборот сильнее и принимают более черный оттенок. Рисунок на голове повидимому развивается хуже.

Рыжая окраска *tifa*-кур под действием *tine*-гена переходит в более темную, коричневую, что также оправдывает отнесение *tine* в группу затемнителей (82...). *Tifa*-ген закрывает *tine*-окраску, превращая ее в черную.

В вышедшей в 1909 г. работе Гагедурна описывается ген, напоминающий по описанию *tine*. При этом автор приходит к заключению, что изучаемый им ген наследуется по типу сцепленных с полом. Однако, исследованный нами *tine*-ген оказывается независимым от пола. По крайней мере, при наших скрещиваниях *atine*-петуха № 1025 с *tine*-курицей № 1014, *tine*-ген наследовался вполне независимо. Имеем ли мы в лице нашего *tine* другой ген, чем тот, с которым работал Гагедурн, или его заключение о сцепленности с полом преждевременно, мы в настоящее время не решаемся разбирать, так как в нашем распоряжении нет тех пород, с которыми работал Гагедурн.

Tine-ген входит в состав генотипа дикой банкивской курицы. *Atine*-формами являются прежде всего англо-бойцовые куры, индобойцовые, орловские и др. Куры всех этих пород резко различаются между собой по окраске, но пух цыплят их приблизительно одинаковый.

Менделирование *tine*-гена происходит правильно. Если остановиться только на гнезде бойцовых кур, то небольшое скрещивание двух *tine*-гетерозиготов друг с другом дало 13 *tine* и 4 *atine*-формы, т.-е. правильно 3:1. Более обширное скрещивание типа 1:1 дало 28 *tine* и 22 *atine*. В одном из этих скрещиваний *tine*-гетерозигот была курица, а петух—*atine*, среди *tine*-потомков были как курочки, так и петухи (2 курицы и 4 петуха). Полученные при этих скрещиваниях *atine*-формы в дальнейшем друг с другом дали только *atine*-цыплят.

ТODE-ГЕН (8311).

Tode-ген является наилучшим примером типичного «ослабителя окраски» представителя 83... группы. Внешнее проявление его состоит в том, что он ослабляет черный пигмент до «голубого», будучи в гетерозиготном состоя-

нии, и до белого, или грязно-белого—в гомозиготном. Микроскопические исследования пигмента (Липпинкотт 1919, 1921) показывают, что при *tode* пигментные зерна из удлиненных превращаются в округлые. На распределение пигмента по поверхности пера или пуха *tode*, повидимому, никакого влияния не оказывает.

Tode-ген имеется у так называемых голубых пород—андалузов, лангшанов и др., где его характерное менделирование изучалось уже давно. Наиболее своеобразной чертой его является очень сильная разница между гомо- и гетерозиготным действием. В гетерозиготном состоянии *tode* иногда ослабляет черный пигмент настолько незначительно, что мы несколько раз описывали пуховых *tifa-tode*-цыплят, как *atode*, а с возрастом, в перо они оказывались несомненными *tode*-формами. Возможно, что у форм *tode-tuge* черный пигмент ослабляется сильнее, но пока мы не можем утверждать этого. Для более внимательного изучения *tode*-гена мы выделили его из обычно изучаемой комбинации *tifa-tode* и получили обыкновенных черногрудых красных петухов и соответственных им «рыжих» кур, но с *tode*-геном. На петухе действие его выражается в легком посветлении черной груди. У одного петуха это ослабление выражено очень слабо (*tode*-гетерозигот), и нужно присматриваться, чтобы заметить его. На курах действие заметнее, по крайней мере, у всех

имеющихся у нас экземпляров. Характерно, что и здесь ослаблен исключительно черный пигмент, где бы на перо он ни находился, даже в виде самых маленьких пятнышек.

Нами получен петух *atule*, у которого черный пигмент распространен почти по всему оперению, но не под действием *tifa*-гена, а под действием *atule*. На этот черный пигмент *tode* повлиял в общем совершенно так же, только возникшая при этом голубая окраска отличалась более чистым голубым, даже синеватым тоном от обычной голубой (*tifa-tode*), переходящей в серый цвет. Явился ли этот синеватый тон результатом только флюктуации—осталось невыясненным за гибелью петуха.

Tode-дуплекс на дикую банкивскую окраску действует таким же образом, только еще сильнее изменяя черные места. В результате получается белый петух с красными плечами и спиной и золотистой гривой и седлом. Соответственных кур нами не получено, но они очевидно должны быть рыжими, с белым в тех местах, где имелся черный пигмент.

Наши скрещивания, в которых принимал участие *tode*-ген, еще слишком малочисленны, чтобы приводить цифры. Обширные данные, собранные Липпинкоттом при изучении наследования андалузской окраски, показывают правильное менделирование во всех скрещиваниях. На попытке Липпинкотта истолковать разницу между гомо- и гетерозиготным действием *tode*-гена мы остановимся ниже, в главе о генетической топографии.

ТОДИ-ГЕН (8312).

Todi-ген подавляет развитие окраски, вызывая окраску белую, эпистатически прикрывающую всякую другую окраску, исключая, повидимому, только красные плечи петухов (*tule*-ген). В гетерозиготном состоянии при *todi* отдельные перья целиком оказываются изъятными из действия *todi*-гена, сохраняя в полной неприкосновенности окраску, вызываемую всеми остальными генами, имеющимися у данной особи. Поэтому *todi*-ген можно было бы с таким же успехом рассматривать и как ген—

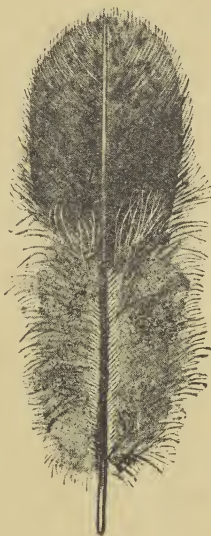


Рис. 10. Перо со спины *tine*-курицы (англо-бойцовой).



Рис. 11. Перо со спины *atine*-курицы (англо-бойцовой).

распределитель окраски, аналогичный какой-либо доминантной пегости млекопитающих, например, гену К (в смысле Баура) у кроликов-бабочек.

Наблюдать гомозиготных *todi*-птиц, кроме чистопородных, нам не приходилось, но *todi*-гетерозиготов мы имели много. Окраска их весьма разнообразна, так что в различных генотипах *todi*-ген ведет себя тоже различно. Прежде всего, вызываемая их белая окраска в иных случаях бывает действительно чисто белой, неотличимой от альбиносической (как при *atedu*), в других же случаях оказывается сероватой, как бы сильно испачканной. При каких генетических условиях получается такое загрязнение, пока не ясно. Золотистые края гривы при наличии *todi*-гена остаются в неизменном виде. В общем один из таких петухов отличается от обычного типа черногрудых-красных тем, что все черные места у него превращены в белые, а рыжие и красные остаются незатронутыми вовсе. В этом смысле петухи *todi* и петухи *tode*-гомозиготы почти одинаковы, давая окраску, известную у англичан под именем *pile*. Так как такая же окраска имеется у чистопородных *pile*-петухов, то очевидно она не зависит только от гетерозиготности. Если однако петухи с *todi* и петухи с *tode*-дуплекс очень похожи, то куры различаются гораздо сильнее: при *tode* рыжий пигмент у кур остается совершенно незатронутым, при *todi*, наоборот, он сильно редуцируется.

Сходная окраска получается еще при соединении генов *tuge* и *toba* (в известных условиях, см. стр. 23), как у петуха, изображенного на таблице 11-ой, но при этой окраске имеются всегда черные отметины, преимущественно на маховых, рулевых и больших кроющих перьях.

Окраска пуха при *todi* очень светлая, беловатая, иногда почти белая, ближе всего похожая на окраску пуха при *tuge*-*toba*. В тех случаях однако, когда в формулу цыпленка входит *tifa*-ген, сходство нарушается появлением отдельных черных пушинок или небольших черных пятен. В отличие от других темных отметин, эти располагаются совершенно неправильно на всевозможных местах (за исключением может-быть низа) и большей частью несимметрично.

Todi-ген очевидно не входит в состав дикой банкивской курицы и должен был возникнуть в качестве доминантной мутации за время одомашнения. Распространение его довольно узко, как географически, так и по породам (главным образом у леггорнов, иногда у шелковых негретти). На основании этого возможно предполагать его сравнительно недавнее возникновение, вероятно где-либо на берегах Средиземного моря. Впрочем, конечно, при таких заключениях приходится оговариваться о том, что мы слишком плохо знаем географическое распространение генов в кур, особенно среди кур крестьянских, беспородных. Нам, например, известно, что в СССР крестьянские куры с *todi*-геном встречаются в Тульской, Московской, Нижегородской губерниях, но наши наблюдения относятся к пунктам, относительно которых можно подозревать когда-либо бывшую метизацию в этих местах деревенских кур с помещичьими или любительскими, в числе которых могли быть хотя бы те же леггорны. Было бы поэтому крайне интересно исследовать генотипический состав кур из возможно более малокультурных местностей России, относительно которых можно предполагать большую древность куриного населения и отсутствие метизации с привозными, заграничными породами. Такой же и еще больший интерес представляло бы исследование кур различных диких Африки и пр. Указание путешественников о том, что у негров имеются куры белые, желтые и пр., слишком неопределенны, так как тот же самый белый цвет кур, как мы видели, может быть весьма разнообразен генотипически.

ТОФА-ГЕН (8315).

Ген сложного действия, ослабитель и распределитель. Ослабляющее его действие заключается в угнетении развития черной груди у петухов (у *atifa*-форм). Распре-

деляющее—в том, что у *toba*-форм окраска окраски гривы курицы распространяется на все оперение.

Приведенная формулировка действия гена требует более подробного описания. При скрещивании какой-либо простой окраски, содержащей *toba*-ген, напр., при скрещивании орпингтон-буфф или кохинхин-буфф с обыкновенной черногрудой-красной окраской, гибриды обнаруживают преимущественно ослабляющее действие *toba*-гена. Такие куры-гибриды F_1 мало отличаются от кур обеих пород, взятых для скрещивания. Окраска их рыжеватая, несколько более светлая и желтая, чем фон банкивского оперения, с подобным же черноватым крапом и черным рисунком на маховых и рулевых перьях. Но петухи-гибриды сильно отличаются от черногрудых родителей полным исчезновением именно этой черной груди, которая становится рыжей. (Табл. 17, рис. 1).

Цыплята тоже принимают золотистую окраску пуха и почти полностью повторяют окраску цыплят-буфф, отличаясь иногда лишь черными или коричневыми пятнами на загривке.

Если, таким образом, в описываемом типе скрещивания «буфф» ведет себя как простой доминант, то в других скрещиваниях картина получается гораздо менее понятной. Так, напр., при скрещивании петуха-буфф с курицей фавероль в потомстве получаются сплошь рыжие (буфф) куры и почти чисто-белые петухи. Здесь у петухов черная грудь тоже исчезает, но она заменяется не рыжим цветом, а белым. В данном скрещивании принимает участие сцепленный с полом *tuge*-ген, который переводит рыжую окраску в белую. При обратном скрещивании, которое нами воспроизводилось в несколько другой форме, окраска курицы фавероль превращается тоже в белую. Белая окраска у кур фаверолей имеется в зачатке в виде беловатых краев всех перьев тела. Добавление *toba*-гена как бы распространяет эту белую окраску по всей поверхности перьев.

Toba-ген входит повидимому в генотипы всех тех пород, у которых грудь петуха окрашена хотя бы частично в золотистый или серебристый цвет и у которых при этом куры и петухи окрашены в общих чертах сходно. Таковы, напр., куры павловские, падуанские, серебристые и золотистые виандотты, себрайт-бентамки и так далее.

Наличие в генотипе *tifa*-гена сильно затрудняет распознавание по внешности наличия *toba*-гена, так как *tifa* закрывает как рыжую, так и белую окраску *tuge*-*toba*, описанную выше (см., напр., рисунки *tifa*-*tuge*-*toba* кур, табл. 14, фиг. 2 и 4). Во всех перечисленных только что породах золотистых и серебристых кур этого, правда, не происходит, но лишь благодаря отсутствию *trasi*-гена, описание которого см. далее. В тех случаях, когда *tifa* закрывает проявление *toba*-гена, присутствие последнего можно бывает установить (в отсутствии *tuge*, т.-е. у «золотистых» форм) по наличию золотистого тона отдельных отметин, которые почти всегда попадают в оперении.

Выше мы упоминали, что при скрещивании *atoba* с *toba* пух цыплят резко меняет окраску, переходя в золотистую. Однако, следует оговориться, что наличие ряда генов может совершенно затушевать эту картину. Так, напр., если обе породы, взятые для скрещивания, будут иметь ген *tuge*, напр., породы светлые брама и фавероль, то при их скрещивании менделирования *toba* (имеющегося у брама) на цыплятах будет почти незаметно. Правда, нами не раз отмечалось, что внесение *toba*-гена делает окраску пуха цыплят-фаверолей несколько более беловатой (вместо зеленоватого), но различие это настолько слабо, что мы не решаемся на нем настаивать.

Toba-ген, очевидно, не может входить в генотип дикой банкивской курицы и должен был возникнуть в культурное время, но очень отдаленное, так как *toba*-ген распространен крайне широко.

В большинстве случаев твердо установить наличие или отсутствие *toba*-гена бывает возможно лишь на достаточно оперенных цыплятах, в отсутствии *tifa*, *trage*, *todi* и некоторых других генов. Поэтому числовой материал, собранный нами, еще недостаточно интересен.

TOFE-ГЕН (8136).

Tofe-ген действует только на петуха, вызывая на нем развитие окраски, свойственной курице. Tofe-ген, таким образом, может быть назван геном «куроцветности». Куроцветность до сего времени наблюдалась исключительно вместе с куроперостью, т.е. только тогда, когда на петухе не развивается и характерных петушиных перьев. Ниже мы подробно обсудим вопрос о значении этого факта. Так как куроцветность выражается, главным образом, в подавлении развития черной пигментации на груди, на нижней поверхности тела петухов, то tofe является по существу геном ослабителем, по своему действию весьма напоминающим описанный только-что tofa-ген. Возник tofe очевидно в виде доминантной мутации за период домашнего содержания кур. Однако, в то же время tofe является и геном уничтожающим половой диморфизм в окраске, и поэтому мы должны обсудить вопрос о природе этого диморфизма для того, чтобы углубить наше представление о действии tofe.

Большинство куриных пород окрашено диморфно, т.е. петух отличается окраской от курицы. Наиболее резко этот диморфизм выражен хотя бы в типичной банкинской окраске, где черногрудая-красная окраска петуха не имеет почти ничего общего с рыжеватой окраской курицы. Однако, причины такого различия далеко не ясны. Правда, опыты кастрации кур-самок и имплантации петухам яичников выяснили решающую роль яичника (или точнее какого-то гормона, яичником вырабатываемого) в развитии куриной, самковой окраски (см. Завадовский, М. М. «Пол и развитие его признаков»). Но эти опыты еще не дают окончательного решения вопроса. Дело в том, что при «превращении петуха в курицу» или наоборот изменяется не только окраска, но и сам характер оперения—петушье перо заменяется куриным и обратно, и естественно, что изменение окраски можно принять за результат изменения характера оперения. В самом деле, во время индивидуального развития петухов появление в их оперении характерных петушьях перьев в гриве, седле и на плечах сильно изменяет внешний вид птицы, в частности и в отношении окраски.

Однако, свести различие в окраске полов кур к различию в характере оперения вряд ли возможно. Во-первых, мы имеем ряд пород, почти не различающихся окраской, но различающихся оперением петухов и кур (напр., светлые брама, разные черные породы и др.). А во-вторых, и самое главное, половые различия в окраске захватывают и такие области, в которых по характеру оперения никакой разницы заметить нельзя. Такова, напр., грудь, не несущая специфических петушьях перьев, но окрашенная в той же банкинской окраске у петуха в густой черный цвет, а у курицы в светлый, рыжеватый, или даже почти белый. Чернота у петухов на груди появляется часто ранее появления петушиного оперения. Поэтому мы склоняемся к мысли, что половой диморфизм окраски и половой диморфизм оперения не представляют собой единого явления. Кажущееся же единство обусловлено тем, что морфогенетическая—в смысле Завадовского—причина обоих диморфизмов заключена в яичнике, почему возрастные и иные изменения, а также эксперименты с удалением или трансплантацией яичника, как целого, захватывают деятельность всего органа и отражаются сразу и на окраске и на характере оперения.

«Куроперые» породы являются некоторым противоречием этой точки зрения. У них одновременно и оперение и окрас петуха принимают куриный вид, как бы под влиянием единой причины. Впрочем, среди куроперых пород надо различать несколько. Себрайт-бен-тамки, например, таким противоречием не являются, так как в их генотипе имеется целый ряд генов окраски, уничтожающих половое различие. Таковы tifa, tofa и tige, делающие в совокупности окрас обоих полов даже у петухоперых пород почти неразличимым. Если бы таким породам, т.е. сплошь черным, сплошь желтым, типа светлых брама, типа польских и пр., прибавить только один ген куроперости (наш suma-ген), минуя ген куроцвет-

ности, то и тогда получилось бы исчезновение диморфизма окраски вполне.

Однако имеются куроперые породы среди atifa-atofa, у которых тем не менее, насколько нам известно, исчезновение петухоперости сопровождается и исчезновением петухоцветности, что говорит в пользу единства причины.

Считаясь с возможностью такого толкования явления куроцветности и куроперости, мы однако считаем его мало вероятным, ибо приходится допускать существование гена, одновременно действующего на строение пера и на выработку пигмента. Потому считаем нужным указать на возможность другого решения вопроса о половом диморфизме окраски—решения в духе последних завоеваний генетики.

Прежде всего мы должны отметить полное сходство между куроцветностью куроцветных (и куроперых) петухов и окраской кур нормальных, неизменных пород. Это сходство выражается не только во внешности, но и в морфогенетической сущности явления. Опыты кастрации как нормальных пород, имеющих банкинскую диморфную окраску (Гудал, Завадовский), так и куроперых пород (Морган) показали, что и в тех и в других случаях куроцветность (как и куроперость) действуют на оперение через посредство гормонов половой железы. Удаление половой железы куроперых пород ведет совершенно к таким же результатам, как и удаление яичника нормальной курицы,—возникает петухоперость и петухоцветность. Таким образом, как нормальную куроперость и куроцветность курицы, так и мутационную куроцветность обоих полов надо описывать в качестве результата особого гормона, выработка которого сосредоточена в гонаде и которая видоизменяет окраску или строение пера.

С другой стороны, Пеннетт выяснил менделирование куроперости и показал, что она менделирует совершенно нормальным образом, как обыкновенный ген, не сцепленный с полом. (Морган приводит доказательства в пользу того, что полная куроперость и куроцветность возникает результате одновременного действия двух генов, но это не изменяет дела по существу и к тому же опровергается Пеннеттом). Но если мы признаем, что: 1) куроперость и куроцветность обоих полов вызывается наличием некоторого гена, и 2) что между этой куроперостью и куроперостью нормальной существует разительное сходство, то мы должны отметить большую вероятность того, что и эта нормальная куроперость и куроцветность кур-самок вызывается специальным геном, имеющимся однако только у женского пола*). При наследовании он переходит только по женской линии, от матери к дочери, минуя вовсе мужскую линию. Такой тип наследования по линии одного пола до последней поры оставался лишь возможным теоретически, но недавние исследования генетики рыб показали существование его и в действительности (Winge, Aida). У рыб, где гетерозиготен мужской пол, этот тип наследования падает на долю генов, локализованных во второй из двух половых хромозом (игрек-хромозоме). У кур же, где гетерозиготен женский пол, таким способом должны наследоваться по женской линии гены, локализованные в зет-хромозоме**). Правда, до последнего времени цитология не давала нам никакого ответа на вопрос о том, имеется ли у кур эта хромозома или нет, но она сбивчиво говорила и о хромозомах кур вообще.

В печатаемой ниже статье П. И. Живаго мы находим уже и цитологические указания на наличие у кур игрек-хромозомы.

*) В только-что выпущенной книге Пеннетт склоняется к такому же толкованию явления, обозначая ген нормальной куроперости самок через H и приписывая ему сцепленность с женским полом. Несцепленную же с полом куроперость он символизирует через H' и обозначает формулу нормального петуха как $MMhhH'h'$, нормальной курицы как $FMHhh'h'$, а гомозиготных птиц из «куроперой» линии как $MMhhH'H'$ и $FMHhH'H$. Он приводит также свои наблюдения над куроперыми леггорнами в качестве того, что куроперость и куроцветность не всегда должны быть связаны, а могут существовать и раздельно (стр. 78 и 84).

**) В дальнейшем мы эту хромозому будем называть тоже игрек-хромозомой.

Явление полового диморфизма кур проще всего объяснить наличием игрек-хромозомы, несущей может-быть целый ряд генов, различающих женский пол от мужского. То, что морфогенетически половой диморфизм зависит от секреции гонады, не должно нас смущать, так как это только заменяет наше наивное представление о половом диморфизме, состоящем в различиях пера, окраски, половых органов и пр., более углубленным толкованием диморфизма, как деморфизма секреции.

Наличие в генотипе себрайт-бентамок гена куроперости, *tofe*, локализованного в одной из ауто-хромозом, можно объяснить двояким образом. Или тем, что в этой ауто-хромозоме возникла самостоятельная доминантная мутация, совершенно подобная гену куроперости, заключенному в игрек-хромозоме, или тем, что этот ген из игрек-хромозомы перескочил в одну из ауто-хромозом. Современные наши генетические сведения допускают обе эти возможности. У дрозофилы, напр., мы имеем несколько примеров генов, по внешнему своему проявлению почти или вовсе неразличимых, но локализованных в разных хромосомах (гены-аналоги, напр., *vermilion*, *cinnabar*, *scarlet*). Правда, эта неразличимость может быть лишь поверхностная, зависящая, может-быть, и от простоты самого признака (окраска глаза, форма его и пр.). Мы думаем, что применение более тонких методов дало бы возможность различить эти гены и по их проявлениям. Что касается до возможности перескакивания генов с места на место, то это явление, улавливаемое с громадным трудом и только на хорошо исследованных объектах, каким является по существу лишь одна дрозофила, здесь как раз и установлено достаточно твердо. Наблюдались как перескакивания генов на другое место той же самой хромозомы (дупликация), так и перескакивание генов, вернее целого участка хромозомы, из одной хромозомы (II) в другую (III) (транслокация).

Мы думаем, что появление гена куроперости в ауто-хромозоме кур можно проще всего объяснить как раз транслокацией этого гена из игрек-хромозомы в одну из ауто-хромозом. При этом, вероятно, транслокация захватила не один лишь ген куроперости, но и соседние, в том числе тот ген, который обуславливает и «куроцветность», так как по отношению к нему применимо все то, что сказано о гене куроперости. Тогда станет понятным, почему куроперость и куроцветность менделируют как бы один ген—при тех размерах опытов, какие допускаются размерами кур, как опытного животного, наблюдать разрыв сцепления генов, расположенных очень близко по хромозоме—крайне трудно. Опыты Пеннетта, почти гигантские, захватившие сотни вполне оперившихся птиц, к сожалению, для решения данного вопроса малопригодны, благодаря обилию генов, скрывающих диморфизм окраски (*tifa*, *tofa*).

Мы надеемся однако, что специально поставленные на эту тему опыты позволят решить этот в высшей степени интересный вопрос генетики кур, хотя предварительно придется проделать трудную работу отыскания генов, сцепленных с генами куроперости и куроцветности себрайт-бентамок и расположенных «справа» и «слева» от них. Ценность излагаемых соображений мы и усматриваем в том, что они должны направить мысль экспериментатора в эту сторону.

TONE-ГЕН (8351).

Тоне-ген упоминается нами здесь только для того, чтобы обратить внимание дальнейших исследователей на существование генов, не входящих по видимому в формулу ни одной культурной породы. В 1919 г. в Тульской губ. нами были найдены две курицы со своеобразной белесоватой окраской, напоминавшей окраску банкивскую с прибавлением *tuge*-гена (см. ниже). При скрещивании такой курицы с английским бойцовым петухом удалось получить курочку с окраской тоже белесоватой, сильно отличавшейся от окраски как английских бойцовых кур, так и собственной матери. Окраска снова

напоминала окраску *tuge*-форм, но то обстоятельство, что эта курочка получила свою белесоватую окраску от матери, исключает участие *tuge*-гена, сцепленного с полом. К сожалению, эта линия прервалась, и дальнейших наблюдений над этим провизорно-установленным геном сделать не удалось.

Мы полагаем, что изучение генетики «беспородных» кур, особенно в СССР, может дать в руки исследователей еще много других генов.

TUGE-ГЕН (8421).

Tuge подавляет рыжий или золотистый пигмент до белого так называемого «серебристого» цвета, который впрочем от чисто белого ничем не отличается. В гетерозиготном состоянии *tuge* часто не вполне подавляет рыжую окраску, главным образом вызываемую геном *tule*, и у таких птиц обычно имеются рыжие отметины в разных местах. Точно также при известных, еще не вполне выясненных условиях *tuge* не подавляет развития красной окраски на плечах и спине у петухов.

Очень многие породы кур существуют в виде двух подпород: золотистой и серебристой. Таковы золотистые и серебристые павловские куры, польские, падуанские, гамбургские виандотты, себрайт-бентамки, ассенделверы и др. Различие между этими серебристыми и золотистыми породами обусловлено как раз *tuge*-геном, имеющимся у «серебристых» подпород. А внешне, фенотипно это различие сводится к тому, что все места, окрашенные у «золотистых» пород в золотисто-рыжий цвет, превращены у «серебристых» в белые.

Площадь, занимаемая белым цветом у серебристых кур, может сильно меняться. Мы наблюдали кур, окрашенных в почти чистый черный цвет, и лишь по одному белым отметинам на перьях, вызываемых генами *trakla* или *trale*, можно было судить о наличии здесь *tuge*. В других случаях черные птицы имеют серебристую окраску гривы (при наличии *trale*). В третьих, при отсутствии *trasi*, средние части всех перьев окрашены в белый цвет. В отсутствии *tifa* белый цвет может распространиться еще шире, а при наличии *tofa* может получиться почти сплошная белая окраска. Куры светлые брама имеют окрас белый с черной гривой и хвостом и маховыми перьями, благодаря *tuge-tofa*, а в F_2 павловско-фаверолевого скрещивания мы наблюдали почти чисто белую курочку, с немногими лишь черными отметинками.

Действие *tuge* существенно отличается от действия *todi* при внешнем сходстве результатов тем, что *todi* подавляет равно и рыжий, и черный пигмент, тогда как *tuge* на черный пигмент совершенно не действует. Здесь уместно упомянуть об основных элементах окраски кур. Таких элементов мы насчитываем четыре: черный, коричнево-рыжий, золотистый и белый. Первый и второй из них являются несомненно пигментами—черным и коричневым разной интенсивности. Что касается золотистого элемента окраски, то в настоящее время мы не имеем достаточных данных для того, чтобы сказать, представляется ли и он тоже просто пигментом, или же относится к области структуры. Золотистый (*golden*) тон мы встречаем преимущественно по краям пера в «рассученной» части бородок, и степень развития его стоит в известной связи с развитием этой рассученной части пера. Поэтому в перьях петушиного типа, в гриве и седле золотистый тон достигает наибольшего развития.

Различие рыжих и золотистых элементов особенно ярко выступает под действием *tuge*-гена. Если прибавить *tuge* к «дикой» окраске, то в ней изменятся преимущественно те места, которые были заняты золотистым тоном—именно края всех перьев, как раз по границу золотистого тона. Места, занятые рыжим пигментом, останутся незатронутыми. Единственным исключением из этого явятся внутренние опахала вторичных махов—здесь располагается обычно рыже-коричневый пигмент, или, по крайней мере, кажущийся таким, но под действием *tuge* он переходит в белый, сохраняясь лишь по краям этих побелевших участков.

Сказанное можно иллюстрировать примером фаверолей, у которых курица окрашена в три цвета: черный, занимающий обычно мало места; рыжий, у одних линий переходящий в коричневый, у других ослабевающий до розоватого; и наконец—белый, вызванный tuge-геном, занимающий места, свободные от двух предыдущих.

Итак, tuge сам по себе не может подавить этот рыжий пигмент. Для этого необходимо наличие еще и tofa-гена. Tofa-ген преимущественно подавляет этот рыжий пигмент (у кур), заменяя его золотистым тоном, который под действием tuge и переходит в белый.

Таким образом, отличие tuge от todі состоит именно в отношении к золотистому и рыжему элементам окраски. На золотистый tuge действует подавляюще, а todі не действует (как при окраске pile). На рыжий пигмент, наоборот, tuge не действует (без помощи tofa), а todі действует подавляюще, по крайней мере у кур. Но самое существенное различие этих генов заключается в том, что tuge сцеплен с полом (о чем подробнее см. в главе о топографии).

Tuge-ген, как ясно из всего сказанного, в генотип дикой курицы входить не мог. Наличие его в генотипе таких разнообразных пород, как брама, павловские, польские, доркинги, японские карликовые породы, должно указывать или на глубокую древность этой мутации, или на повторность ее возникновения.

Менделирование tuge происходит во многих случаях вполне правильно. В литературе уже опубликованы результаты обширных скрещиваний, и мы не будем приводить дальнейших цифр.

TULE-ГЕН (8441).

Характер этого гена еще не удалось выяснить окончательно, так что в то описание его, которое мы приводим здесь, дальнейшие исследования внесут, может-быть, существенные поправки. По тому представлению об этом гене, которое у нас установилось к настоящему времени, tule-ген, входя в состав дикой, банкивской окраски, управляет красным и рыжим пигментом, о котором только-что говорилось. Благодаря наличию его петухи получают темно-красные плечи и спину и красные элементы в гриве и седле, а в оперении курицы возникает рыжий фон контурных перьев. Этот же ген, повидимому, вызывает и красную окраску ириса, в противоположность рецессивной темной, а не рецессивной желтой окраске ириса.

Цыплячий пух не затрагивается tule-геном. В имевшемся у нас гнезде англобойцовых кур, в котором происходило расщепление по tule-гену, по пуховому окрасу цыплят невозможно было предсказывать—вырастут ли из них tule или atule-формы. При этом в упомянутом гнезде происходило расщепление и по tine-гену, так что пуховые цыплята были или светлыми (розоватыми) или «дикими», полосатыми. Из тех и других равно развивались и tule-и atule-формы. Однако, насколько позволяет нам заключить не достаточно обширный материал, пуховый окрас tine-tule-цыплят был несколько светлее, нежели у tine, atule, у которых «дикий» рисунок пуха достигал особенной красоты и яркости. Но так как резкий дикий рисунок нам встречалось наблюдать и в других случаях, в которых tule был налицо, то мы не можем отнести, без дальнейшего, яркость дикого рисунка на счет влияния atule-гена.

Случайно или нет, но почти все наши цыплята atule погибали, не достигнув окончательной зрелости. Исследования Моргана на дрозофиле заставляют быть в подобных случаях осторожными, так как всегда возможно ожидать, что даже казалось бы второстепенный ген, какими являются гены окраски, может оказаться связанным с каким-либо летальным или полублетальным геном. Впрочем atule-формы встречаются среди домашних кур

достаточно часто. Таковы, например, вероятно большинство пород, в которых любители поддерживают чистоту чисто-черного окраса (минорки, лангшаны и т. п.) и чисто-белый окрас вызываемый todі-геном (белые леггорны).

Впрочем золотисто-красный петушиный убор обычно определяется совместным действием двух генов, tule и trale. В отсутствие trale окрас верха петухов, вызываемый tule, получает особенно темный тон, переходящий в кирпичный и вишневый. Такие темные красные верха (табл. 1, табл. 5) имеются у пород орловской, индобоической. При соединении к ним tifa-гена закрывает красный цвет полностью или в значительной степени (вероятно в зависимости от trakla-гена и может-быть каких-то других, еще не выделенных). Но при наличии trale-гена края перьев гривы, седла и плеч не закрываются черным от прибавления tifa-гена, а остаются золотыми или красноватыми. Получается окрас, с первого взгляда близкий к банкивской, однако внимательное рассмотрение обнаруживает различия. В банкивской окраске перья гривы, седла и плечи красны по всей дистальной половине, а при tifa красны лишь края перьев, а средний ланцет черный (генотип № 4002, см. ниже). На такой окраске, черной с осветленными благодаря trale краями перьев гривы, седла и плеч, действие tule сказывается таким образом (в отсутствие tuge-гена, о чем ниже): при tule эти края имеют золотисто-красный тон, а при atule соломенный, или даже серно-желтый тон.

Взаимоотношения фенов (т.-е. проявления генов) tule и tuge остается нам до сих пор неясными. Впервые скрещивание с обоими этими генами было поставлено и описано Давенпортом (1912 г.), когда он скрестил темных брама с бурьми леггорнами. Первые из них имеют гриву и седло серебристыми, как и плечи, где впрочем заметны иногда красные отметины на перьях. Бурные леггорны напротив имеют красным весь верх петухов. Гибриды получили бледно-соломенно-желтоватую почти белую гриву и седло, но «верх», т.-е. спину и «плечи», получили красный. Таким образом, имеющийся у брама tuge-ген подавил красный тон в гриве и в седле и не подавил его на плечах и на спине. В поставленном нами скрещивании светлых брама с куропатчатыми виандоттами принимали участие те же гены. Только у светлых брама фен tuge-гена усилен действием tofa-гена, так что не только верх петухов светлых брама, но и низ оказывается белым. Гибриды брама-виандотты однако не обнаружили совершенно присутствия tule и ничем почти не отличались от брама-петухов (грива и седло их с возрастом стали желтоватыми). Можно было бы думать, что tofa помог tuge-гену подавить tule-ген. Однако в другом скрещивании нами получен белый (tuge-tofa) петух, у которого на втором году жизни плечи и спина окрасились в интенсивный красный цвет (табл. 11, фиг. 1). В этом случае tuge и tofa не смогли, следовательно, подавить tule ген, и нам до сих пор остается неясной причина таких различий.

В последнее время нами получен петух atule, trale из семьи англобойцовых кур (с примесью беспородных). Будучи в пуху светлым, как бойцы, он оделся в темносерое перо (настоящий тон этого оперения нам неясен, так как благодаря tode-гену он изменен в голубой; вероятно, однако, он близок к черному), на фоне которого выделяются лишь бледные соломенно-желтые крайки, вызываемые trale-геном.

Мы полагаем, что удалив из подобного генотипа trale и trakla, можно будет получить птиц, окрашенных в равномерный черноватый или черный цвет (такими по нашему мнению должны получиться индобоические куры и петухи, если с них снять tule-ген). Однако этот черный окрас будет совершенно другой природы, чем черный окрас минорок, лангшан и др., так как пуховый окрас цыплят останется совсем светлым, как и у теперешних индобоических и орловцев



Рис. 12. Перо со спины atule - курицы (англобойцовая; ср. с tule-перьями, рис. 10 и 11).

В упомянутой статье Давенпорт приходит к выводу, что ген, вызывающий красный окрас плеч и спины, наследуется по типу генов, сцепленных с полом. Однако, наш *tule*-ген такого сцепления повидимому не обнаруживает. Подробнее об этом вопросе см. ниже, топографическую генетику.

Tule, как ясно из описания, должен входить в формулу диких кур, и возникновение *atule*-гена должно было произойти путем рецессивной мутации. На прилагаемых



Рис. 13. *Tule*-курица для сравнения с *atule*.

фотографиях изображены различия в цвете оперения двух молодых: рис. 13 — *tule* (тип английской бойцовой) и рис. 14 — отщепившейся среди английских бойцовых *atule*. Последняя имеет еще *tine*. Достоверных кур *atule-atine* нами еще не получено.

TRAGE-ГЕН (8521).

Trage вызывает поперечную полосатость пера, доминирующую над сплошной равномерной окраской. При *trage* цветные полосы могут быть черными, голубыми или золотистыми, разделенными друг от друга более или менее ясно выраженными бесцветными. Возник *trage* в виде доминантной мутации в половой хромозоме, вероятно где-либо на европейском континенте.

Яснее всего проявление *trage*-гена заметно в породе плимутрок, куку-де-малин и некоторые др., окрашенных в черно-белое пестрое оперение. Каждое перо здесь имеет 5—10 и более (на перьях гривы и хвоста) черных поперечных полос, чередующихся с белыми. Однако эта окраска вызывается, конечно, одновременным действием нескольких генов, главным образом, *trage* и *tifa*.

При отнятии от плимутроков гена *trage* получается равномерно-черная окраска. При отнятии *tifa* окраска резко бледнеет, становится белесой с неясными поперечными полосами. При этом обнаруживается, что в наследственную формулу плимутроков почти всегда входит *tuge*-ген. Возникает вопрос, какую роль играет *tuge*-ген в окраске плимутроков. Первоначально мы полагали, что известная часть белого элемента в этой окраске относится за счет *tuge*. Р. Пеннетт (ex letris) допускает, что уже одна комбинация *trage-tifa* способна дать такую же окраску. Действительно, в этом году нам удалось установить скрещиваниями, что некоторые из наших плимутроко-подобных кур оказались *atuge*-формами. У всех у них однако этот окрас был «плохим» с точки зрения любителей, с обилием черноты и неяркостью белых полос. Всегда ли должно быть так, мы пока сказать не можем.

В этом же году из скрещиваний плимутроков с орловскими и англобойцовыми мы получили петухов и кур, имеющих только *trage* (без *tifa* и *tuge*). На петухах

действие гена ясно видно. Они окрашены подобно черпогрудым красным, но все перья, как черные, так и красные, имеют беловатые поперечные полосы. На курах, наоборот, действие *trage* почти незаметно. Только некоторые черные перья хвоста имеют ясный поперечно-полосатый рисунок (и не у всех), а большинство контурных перьев окрашены в лиловатый, рыжий цвет с намеком на черные поперечные полосы, иногда лишь по краю пера. Ясных беловатых полос нет и вообще окраска этих кур не имеет ничего общего с окраской плимутроков. При скрещивании, однако, этих кур с черными петухами плимутроковая окраска снова синтезируется.

Trage влияет на окраску пуха при наличии *tifa*. В этом случае цыплята *tifa-atrage* окрашены в черный цвет, а *tifa-trage* в несколько более блеклый черный цвет со светлым пятном на загривке, и часто серыми полосами по краям спинки. Один из альбиносов, полученных от плимутрока, имел кончики пушинок светло-серыми. На загривке этих кончиков не было, т.е. ясно обозначалось светлое пятно. Пером он оделся чисто-белым.

Trage-ген наследуется в сцеплении с полом, что было установлено уже первыми исследователями генетики кур, и повело к установлению у кур гетерозиготности женского пола.

ТРАКЛА-ГЕН (8535).

Trakla принадлежит к числу наихуже изученных генов, хотя существование его указано было еще Давенпортом в 1906 году. Он определил его вызывающим светлый стержень на фоне окрашенного пера, преимущественно у кур. Он же определил доминантный характер этого признака.

Резче всего светлые остволя выступают на темном фоне, образуемом или *tifa*-геном или *atule*-геном (см. рис. 15). Однако, в таких случаях мы ни разу кажется не наблюдали развития только светлых остволий. Всегда в таких случаях перья имеют или более светлые края, как при *trale*, или какие-либо отметины на фоне опалал, и мы пока не решаемся сказать, относятся ли эти отметины к фену *trakla* (к *trakla*-фену) или вызываются добавочными генами.



Рис. 14. *Atule*-курица для сравнения с *tule*.

в существовании которых мы не сомневаемся. Наиболее отчетливую картину действия *trakla*-гена на черном фоне мы наблюдали при скрещивании павловской породы с фаверолями (типичные *trakla*) с одной стороны и с индубойцовыми (*atrakla*) с другой стороны. В F_1 куры павловско-индубойцовые оказались почти совершенно черными, а павловско-фавероли оказались пестрыми — по черному фону с многочисленными и разнообразными белыми отме-

тинами, намечающими белые остволя и неправильную белую подкову на пере (табл. 15, фиг. 2; рис. 16). Точно такими же оказались куры от скрещивания того же павловского петуха с курами орловскими (таблица 13, фигура 2 и 3; рис. 17) и бентамкой (таблица 15, фиг. 4), а от скрещивания павловца с минорками курочки оказались тоже чисто-черными (табл. 14, фиг. 4). Таким образом, белый мрамор на черных перьях вызывается геном (генами?), идущим от кур фавероли, орловки и бентамки-английской, т.е. от *trakla*-кур. Но, повторяю, только ли это *trakla*-фен или примешивается фен какого-либо другого гена, остается неясным. Во всяком случае интересно отметить, что у F_1 гибридов павловцев-орловцев, павловцев-индобойцовых и павловцев-фаверолей «павловский» рисунок оказывается не совсем подавленным. Это заставляет видеть в *trakla*-гене антагониста *trasi*-гена.

Во втором поколении гибридов павловско-орловских и павловско-бентамок получены снова чисто-черные формы. Но насколько число этих извлеченных черных соответствует моногибридному расщеплению, пока сказать затруднительно. То обстоятельство, что курочки первого поколения получали *trakla*-ген от матерей, доказывает независимость *trakla*-гена от половой хромозомы.

На взрослом оперении *atifa*-петухов *trakla*-ген повидимому совершенно не проявляется, или проявляется как-либо иначе.

TRALE-ГЕН (8541).

Trale действует на края перьев, почти исключительно на ту зону их, которая лишена вторичных бородак, и в силу этого, главным образом, на перья петухов, расположенные в гриве, седле и на плечах. С этой зоны *trale*

мы получаем черногрудых же, красных петухов, у которых однако грива, седло и плечи окрашены значительно темнее, в кирпично-и вишнево-красные тона (см. табл. 1, табл. 5). Таковы орловцы, индобойцы. Перья у этих петухов в гриве, седле и на плечах имеют края такими же темно-красными, как и остальная красная часть пера. Если в первом случае края перьев гривы (и поэтому и общее впечатление от гривы) можно назвать золотисто-желтыми, то здесь края гривы и общий тон гривы можно обозначить красными.

При введении в банкивский генотип *tifa*-гена красные срединные части перьев (нерассученные) закрываются черным, но золотистые края сохраняются неизменными. Если от банкивской окраски отнять *tule*, то края перьев гривы, седла и плеч из золотисто-красных переходят в бледно-желтые, а ланцеты становятся черными, как при введении *tifa*. Так, упомянутый при описании *tule*-гена петух *atule-trale* имеет на сером фоне бледные соломенно-или серно-желтые края (рассученные) перьев гривы, седла и плеч.

При наличии в составе генотипа *tuge*-гена окраска окраек, вызванная *trale*-геном, ослабевает до белого или почти до белого, в зависимости вероятно от гомо-или гетерозиготности *tuge*. У *tuge*-гетерозиготов грива и седло бывают красивого кремового цвета (при *tule*), а в отсутствие *tule* вероятно чисто-белого.

У кур *trale* вызывает осветление окраек почти на всех перьях, но особенно в гриве и на груди. Цвет этих окраек бывает или золотистый (у *atuge*-форм) или серебристый (у *tuge*-форм). Влияния *tule* на окраску окраек перьев у кур нам констатировать не удалось. По крайней мере *atule*-курочки, полученные в гнезде англобойцов, имели такие же почти золотистые гривки, как и *tule*-курочки.

К сожалению, нам пришлось слишком мало видеть кур *trale-atrakla* и *atrale-trakla*, чтобы ясно разграничить



Рис. 15. Светлое остволье типа *trakla* на темном фоне *atule*-окраски.



Рис. 16. Перья из гривы (1) и со спины (2) курицы F_1 павловско-фаверолевого скрещивания.

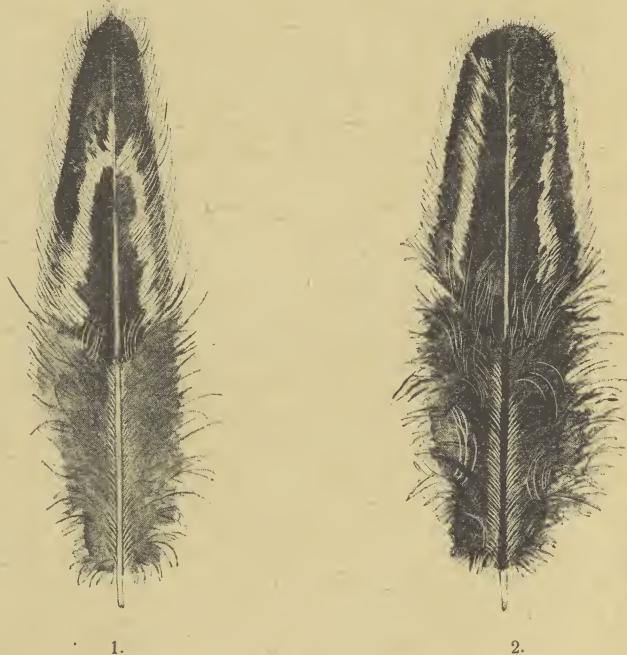


Рис. 17. Перья из гривы (1) и со спины (2) курицы F_1 павловско-орловского скрещивания.

сгоняет пигмент, особенно черный, и поэтому края перьев оказываются ясно-осветленными. Окраска этих частей зависит от нескольких генов (*tule*, *tuge*, отчасти *trage*, может-быть, *trakla*). *Trale* входит в состав банкивской окраски (точнее в состав окраски черногрудых красных петухов пород англобойцовых, леггорнов, виандотт куропатчатых и др.). Заменяя в этой окраске *trale* на *atrale*,

их фены. Что оба гена могут наблюдаться отдельно, показывают некоторые случаи, когда куры окрашены в чисто-черный цвет, без следа белых остволий, и в то же время имеют золотую гривку. Такая курица получена нами в F_2 павловско-орловского скрещивания (табл. 16, фиг. 3). С другой стороны, орловцы имеют *trakla*-ген и лишены *trale*. Но в гриве как будто оба гена действуют

совместно и сходно. Этот вопрос подлежит дальнейшим исследованиям.

При совместном действии *trale* и *tofa* та окраска, которая находилась на окрайках перьев гривы, получает гораздо большее развитие, и потому действие *tofa* можно было бы определить, как усиление или расширение действия *trale*-гена. Но, к сожалению, нам неизвестно, как выглядят комбинации *tofa-atrale*, т.-е. проявляется ли в этом случае действие *tofa*-гена. Определение *tofa*-гена, как гена вспомогательного при *trale*, можно будет сделать только после изучения этих генотипов *tofa-atrale*.

TRASE-ГЕН (8571).

Trase-ген принадлежит к числу типичных генов-распределителей окраски и вызывает распределение окраски пера на его дистальный участок. Выпадение *trase*-гена (замена на *atrase*) влечет появление на конце пера более или менее обширного неокрашенного поля. Величина этого поля меняется с возрастом, становясь с каждой линькой обширнее, так что пожилые птицы по внешности кажутся скорее белыми с цветными отметинами, чем наоборот (рис. 18). Однако, закон, по



Рис. 18. Голова старой курицы *tifa-atrase*: сильное развитие ситцевости.

которому совершается увеличение неокрашенных участков, остается еще неясным. В нашем птичнике не раз наблюдались сестры, которые в первый год были одинаково окрашены, имея небольшие белые концы перьев, а на другой год одна из сестер сильно увеличивала белые отметины, а другая нет. Наблюдались также случаи, когда уже в раннем (цыплящем) возрасте белые отметины достигали сильного развития.

Птицы с белыми концами перьев (*atrase*) могут быть, по примеру орловцев, названы «ситцевыми», как мы их и будем называть, обозначая *atrase*-фен как «ситцевость». Прежде всего следует отметить, что как будто существуют две разных ситцевости. На станции было произведено скрещивание гудана петуха с курицей ситцевой орловкой. Окрас гуданов — черный с белыми концами перьев, как при «ситцевости» (рис. 19 и 20). В свое время поставленное Давенпортом скрещивание гудан с черными минорками дало гибридов сплошь черных, следовательно, белые отметины гуданов имели тоже рецессивный характер, как и «ситцевость» орловцев. То же самое получилось у нас при скрещивании гудана с виандотт куропатчатой. Отсюда мы ожидали, что скрещивание гуданов с орловкой, как двух одинаково рецессивных форм, даст такое же «ситцевое» потомство. Однако, потомство оказалось окрашенным сплошь, так что ситцевость гуданов и орловцев оказалась разной природы (табл. 16, фиг. 1). К сожалению, дальнейшего потомства от этого скрещивания еще не получено.

При несильном развитии белых концов у ситцевых птиц *atrase*-формы с трудом отличаются от *trate*-форм, где белые концы имеют доминантный характер. В настоящее время мы даже не можем дать твердый критерий для отличия слабых *atrase* от сильных *trate*-форм, главным образом потому, что немногие ситцевые породы, в частности орловцы, имеют белые отметины сложного происхождения — они частью рецессивны (*atrase*-ген), а частью доминантны (*trate*-ген).

Белые отметины, вызываемые *atrase*-геном, не остаются без влияния на окрашенное поле пера. В большинстве

случаев возле самого белого конца, на окрашенном поле пера, возникает более или менее яркая черная тень, контрастирующая с белым концом пера (рис. 9 и 19). В этом отношении ген-распределитель *trase* отличается от распределителя окраски млекопитающих, вызывающих пегость. Но распределяющий характер *trase*-гена тем еще более подчеркивается. Получается впечатление, как будто



Рис. 19. *Atrase-nepo* орловской курицы.



Рис. 20. *Atrase* или *atrase*-гудана.

количество пигмента в пере остается неизменным, но пигмент сдвигается с дистальной части пера к проксимальной, образуя здесь более густо-окрашенную зону.

Как проявляется *trase*-ген на окраске пуха цыплят, нам еще не ясно, но повидимому *atrase*-цыплята не образуют (при *tine*) такого правильного «дикого» рисунка; рисунок оказывается редуцированным, часто до отдельных пятен. Впрочем в иных генотипах такие пятна образуются и у *trase*-форм.



Рис. 21. Распределение черного и светлого пуха у *tifa-atrase*-цыпленка (гудан).

При наличии *tifa*-гена окрас цыплят *trase* и *atrase* различается довольно резко по степени развития белых мест (см. рисунок 21). У *tifa-trase* только низ тела и кончики крыльев бывают белыми, у *tifa-atrase* белый цвет распространяется на бока головы, иногда почти на всю голову и почти на все крылья. Изменяется и окрас ног цыплят. У *tifa-trase* ноги черные со светлыми концами, главным образом средних пальцев. У *tifa-atrase* светлыми

оказываются уже все пальцы, а часто и вся или почти вся цевка.

«Ситцевый» раскрас может комбинироваться повидимому с самыми различными окрасками.

Trase-ген очевидно имеется у всех пород, концы перьев которых окрашены не в белый цвет, и в том числе и у диких банкивских кур.

TRASI-ГЕН (8572).

Trasi-ген тоже типичный распределитель, управляющий распределением черного пигмента по рыжему. В присутствии trasi черный пигмент может занять всю окрашенную поверхность пера (если, конечно, не мешают trale, trage, trakla, tule). При atrasi же середина пластинки пера оказывается свободной от черного пигмента. Эта середина у atuge-форм занята рыжим цветом, а при tuge благодаря подавлению рыжего остается белой, «серебристой».

В итоге перья atrasi-форм оказываются белыми или рыжими, обведенными более или менее полно черной каймой. Таковы перья павловской породы, польской, падуанской, вероятно гамбургских, виандоттов и себрайт-бентамок. Этим объясняется казавшийся нам вначале странным факт, что при скрещивании павловской породы, окрашенной преимущественно в белый цвет, с орловской — гибриды оказываются преимущественно черными. Происходит это потому, что павловцы tifa-atrasi, а орловцы — atifa-trasi, так что их гибриды tifa-trasi, т.е. могли бы быть даже сплошь черными, если бы некоторые побочные гены (trakla) не нарушали сплошности черной окраски.

Рисунок перьев названных выше atrasi пород (павловцы, польские и др.) однако весьма различен. У себрайт-бентамок, польских и виандотт перо обведено черной ровной каймой по всему краю. У павловцев имеется лишь черное пятно правильной формы на конце пера, а у падуанцев форма этого пера отличается от павловцев и гамбургцев. Чем вызывается эта разница — пока остается неясным. Только разница между павловцами и падуанцами по видимому сводится к trakla-гену: присутствуя у падуанцев, он своим «белым стержнем» рассекает концевое пятно с проксимального края. Чем отличаются перья с пятном от перьев с ободком не ясно, хотя эта разница вероятно незначительна (trale?), так как и у павловцев отдельные перья имеют ободки по всему краю (рис. 22).

Trasi заметно уже в пуху, но лишь при благоприятных условиях. Мы пока наблюдали trasi и atrasi в присутствии tifa. Tifa-trasi-цыплята имеют пух черный на верхней стороне тела и желтоватый на нижней. Верхняя сторона при этом окрашена вполне равномерно. У atrasi же форм кончики пушинок окрашены светлее (при tuge — беловатые, при atuge — коричневатые) и верх из черного часто превращается в своеобразный мраморный, напоминающий отчасти дикий рисунок tine-цыплят.

К сожалению, в наших скрещиваниях принимают участие наряду с trasi-геном другие (trakla, trale), мешающие наблюдениям за trasi-геном, и в его характере остается еще много неясностей.

Если производить подсчет пуховых цыплят, принимая всех окрашенных в равномерный черный цвет (на спинной поверхности) за trasi-формы, а всех с пестро-черно-белой спинной поверхностью за atrasi, то получим довольно близкое отношение 3:1. Так, во втором поколении павловско-индоевропейских и павловско-фавероловых гибридов получено:

Черная окраска tifa-цыплят равномерная: 105 ожид. 96
Окраска tifa-цыплят пестрая: 22 » 32

Окраска этих «пестрых» цыплят весьма разнообразна (в пуху). У одних только концы всех пушинок беловатые или коричневатые, что по видимому связано с наличием

tuge-гена или с его отсутствием (коричневатые концы, особенно на лбу). Именно такой тип окраски пуха свойствен цыплятам павловской породы, кажущимся не черными, а «седыми» от беловатых кончиков пушинок. При этом светлые кончики могут быть довольно равномерно распределены по всему телу. В других случаях прибавляется еще более сильная пестрота: появляются пучки черных, белых и пестрых пушинок. Однако, все эти неравномерно-черные цыплята представляют собой категорию atrasi-цыплят, и разнообразие их внешности зависит вероятно от одновременного участия в этих скрещиваниях таких генов, как tofa и др.

В более простом по расщеплению обратном скрещивании такой извлеченной седой курочки с ее гетерозиготным внешне равномерно-черным (в пуху) отцом получено:

Сплошных черных в пуху 14
«Седых» и пестрых 13

Так что моногибридный тип скрещивания ясен. Однако установить окончательно характер проявления одного только trasi-гена можно будет только дальнейшими скрещиваниями. Об известном антагонизме между trakla и trasi упоминалось при описании trakla-гена.

В только-что выпущенной сводке о наследственности у кур (Punnett, 1923) Пеннетт высказывает мнение, что для развития черной окраски необходимо одновременное действие двух генов. При скрещивании черных лангшан с золотисто-полосатыми гамбургцами первое поколение черное, а при обратном скрещивании гибридов F₁ с чистыми гамбургцами черные птицы возникают в потомстве не в 50%, как можно было бы ожидать, а только в 25% (29 из 121).

Объясняется это участием в данном скрещивании atrasi-гена. Гамбургцы имеют формулу atifa-atrasi (кроме других генов), а лангшаны tifa-trasi. Гибриды

будут tifa-trasi-ретерозиготами, а при обратном скрещивании должны возникнуть:

25% tifa-trasi в пуху черные, в перо черные.
25% tifa-atrasi в пуху «шоколадные» от коричневатых кончиков пуха; в перо могут быть очень разнообразными, вплоть до таких, у которых черный пигмент почти отсутствует и остается лишь в проксимальной половине пера, особенно при наличии tofa.

50% atifa-trasi и atifa-atrasi различные золотистые формы.

«Шоколадных» у Пеннета получалось более 25%. Это объясняется тем, что части tifa-trasi часто оказываются не совсем черными под действием вероятно trale, tofa и др. Впоследствии они оказываются более или менее черными с золотой гривой и пр.

Аналогично распределяется и второе поколение этих гибридов. Пеннеттом получено (стр. 134):

| | получено | по 9:3:4 ожидается |
|---|----------|-----------------------|
| Черных в пуху (tifa-trasi) | 96 | 108 ₅ |
| Шоколадных (tifa-atrasi) | 50 | 36 ₂ |
| Полосатых и золотистых (atifa). | 47 | 48 ₃ |

Проверка, произведенная Пеннеттом, показала, что из числа шоколадных около 30% действительно оказались



Рис. 22. Atrasi-перья павловского (1) и падуанского (2) петухов; см. текст.

в конце концов черными tifa-trasi. Все это подтверждает высказанное предположение, что гамбургцы суть atrasi-формы. Окончательно это подтверждается скрещиванием гамбургцев с сибрайт-бентамками, при котором среднее поле пера так и остается незанятым черным пигментом (Пеннетт, 1923, табл. VIII).

TRATE-ГЕН (8581).

Trate вызывает побеление кончиков перьев, главным образом на голове и в верхней части гривы, у обоих полов одинаково. Кроме того белыми или беловатыми оказываются концы нескольких первостепенных маховых перьев и их кроющих перьев, одевающих нижнюю часть голени, а изредка и кое-каких других перьев в разных частях тела.

Степень развития этих «искр» сильно колеблется. Иногда голова оказывается как бы присыпанной хлопьями снега, а иногда можно лишь с трудом найти одну-две искорки. Играет ли здесь роль только гомо-и гетеро-

зиготность, мы не знаем. Оговариваемся, что хотя в общем доминантный характер искр совершенно ясен, но мы еще не располагаем настолько проанализированным по этому гену материалом, чтобы точно описать развитие искр у гомозиготов и гетерозиготов отдельно. Причина этого главным образом в том, что trate большую часть выделяется из «ситцевых» пород. Сама ситцевость таких пород, как орловцы, является сложной, так как вызывается с одной стороны рецессивным atrase, а с другой — доминантным trate, усиливающим побеление головы и гривы. А так как ситцевость слегка проявляется и у trase-гетерозиготов, то для изучения отдельно trate и trase необходимо быть твердо уверенным в том, что удалось оба гена вполне раз'единить. Последнего, повторяем, мы во многих случаях еще не достигли.

Беловатый цвет бак орловских кур, повидимому, тоже зависит, по крайней мере отчасти, от trate.

Входит ли trate в генотип дикой банкивской курицы, мы сказать пока не в состоянии. В пуху trate-ген не замечен.

Пегость у кур

Среди домашних птиц куры представляют некоторое исключение по отсутствию у них типично-пегих форм. В то время, как например, голуби, гуси, утки, канарейки часто оказываются типично-пегими, главным образом, благодаря наличию в их оперении более или менее обширных белых участков, у кур такого рода пегости мы, вообще говоря, не находим.

Однако, тщательное исследование породы плимутрок и полученных нами от них гибридов с орловцами показало в этом скрещивании наличие явлений, которые иначе как пегостью назвать трудно. У плимутроков среди их поперечно-полосатого оперения почти постоянно в небольшом числе находятся чисто черные перья в соответствии с их генотипической формулой. При этом черными часто оказываются группы соседних перьев в 3—4 пера. Эти группы можно таким образом рассматривать как «черные» пежины на «пестром» фоне оперения. У плимутроков эти пежины встречаются почти исключительно у кур, у петухов же несравненно реже, если вообще встречаются.

Особенно однако сильно проявляется упомянутая пегость у гибридов плимутроков, в нашем случае с орловской породой. При этом внимательное рассмотрение шкур таких гибридов (петухов) позволяет прочесть почти всю формулу окраски птицы, по крайней мере в ее гетерозиготной части. Так, исследованные нами плимутрок-орловцы окрашены преимущественно в «плимутрочий» окрас, но имеют в гриве и других частях такие «исключительные» перья:

1) перья, лишенные черно-белой поперечной раскраски, или несущие ее лишь на самом конце; проксимальная же часть их черная с золотистыми краями. Эта часть пера оказывается таким образом как бы лишенной генов tuge и trage (табл. 8).

2) В значительно меньшем количестве перья, лишенные поперечной полосатости, окрашенные в черный цвет, но имеющие не золотистые края, а бледно-соломенные, как у генотипов гетеро-tuge; здесь как бы отсутствует trage, но сохраняется tuge.

3) Подобные же перья, лишенные tuge и trage, но окрашенные не в черный цвет, как при tifa, а в красный, даже по всему ланцету. Здесь отсутствует таким образом, и tifa-ген.

4) Чисто-белые перья или белые почти на всем протяжении кроме окрашенного по плимутроковому образцу кончику. Здесь отсутствует как бы tedi-ген. Исследованные петухи могли быть гетерозиготными по tedi, что для одного из них доказано.

5) Чисто-черные перья или чисто-черные с поперечно-полосатым концом; здесь как бы отсутствует trale-ген.

Осмотр кур в этом скрещивании не обнаружил у них никаких перьев, уклоняющихся от чисто-черной окраски, и в этом отношении между сестрой и братьями оказалась разительная разница.

Эту разницу можно толковать наличием у петухов специального гена, вызывающего пегое распределение окраски, вернее проявления тех генов, которые находятся в гетерозиготном состоянии. Возможно, что подобный ген наследуется в тесном единстве с trage-геном. Нами изучен один петух, получивший trage-ген от беспородной деревенской курицы. В этом случае «пегость» оказалась также ясно выражена. Если бы пегость была совершенно не зависима от trage-гена, они имели бы много возможности расцепиться с нею.

Более подробно настоящий вопрос мы разбираем в специальной статье.

О классификации генов окраски

В приведенном только-что описании генов они расположены в порядке символов десятичной системы, что почти совпадает и с алфавитным порядком. Приводимые названия генов служат в то же время указателями того, как мы их классифицируем. Уже то, что они все начинаются с буквы Т, указывает на их отношение к окраске (к 8 группе десятичной классификации). Те — указывает на принадлежность генов к группе основных генов окраски (te=81). Ti — к группе генов усилителей (ti=82) и так далее. Однако, мы должны подчеркнуть, что при наших наличных знаниях о природе и характере генов эта классификация имеет сплошь и рядом условный характер. Мы

даже не будем говорить о таких генах, как например tofa, действие которого можно толковать и как угнетающее развитие черного пигмента и как распределяющее не-черный (желтый или белый) цвет. Столь же условной является классификация и большинства генов. Прекрасным примером этого служит ген tifa. Вообще говоря, это ген меланистический, ген затемнитель, так как в его присутствии черный цвет достигает наибольшего развития и в благоприятных комбинациях может дать сплошь черную окраску (минорок, лангшан и др.). Однако, в других комбинациях тот же ген tifa может превратить чисто-золотистую окраску в такую, при которой каждое золо-

тистое перо получит белый ободок. Таковы бело-окаймленные золотистые польские куры. Каждое перо их обведено белой полоской. Отнимите от такой птицы *tifa*-ген, и она утратит белые ободки. Происходит это от того, что бело-окаймленные золотистые польские куры имеют в формуле ген-*tode* в гомозиготном состоянии, превращающий черный пигмент в белый. Отбросив *tode*, мы превращаем бело-окаймленных золотистых польских в обыкновенных черно-окаймленных (переход от комбинации № 2731 в комбинацию № 3747, см. ниже описание комбинаций генов). От сплошь черных птиц они отличаются, может-быть, лишь отсутствием одного гена-*trase*, благодаря чему черный пигмент не распространяется на центральное поле пера. Удаляя у такой птицы *tifa*-ген, мы уничтожаем черные ободки перьев.

Таким образом, один и тот же ген в разных комбинациях производит совершенно различное действие — то превращает рыжую курицу в черную, то превращает золотистую курицу в золотистую, бело-окаймленную. Если бы все куры были *tode*-формами, то нам не могло бы прийти в голову, что рассматриваемый нами «альбиотический» ген может вызывать черную окраску. Точно также, если бы гена-*tode* не существовало бы вовсе, нам не пришлось бы в голову сомневаться в «меланистическом» характере *tifa*-гена. А возникновение каких-либо еще новых генов может быть также перевернет наше представление о действии любых иных генов, нам ныне известных.

Но так как среди массы домашних кур *tode*-ген распространен сравнительно мало, то преимущественное действие *tifa*-гена сводится к усилению развития черного пигмента, к затемнению окраски, почему мы и относим его в группу «усилителей и затемнителей» ($82=ti$ -группа), а не в группу «ослабителей» ($83=to$).

Возможность заставить один и тот же ген играть прямо противоположную роль с той, которую он играет обыкновенно, путем удачного подбора остальных членов формулы, весьма интересна не только для теоретика-биолога, но и для практика-животновода (вернее, будущего животновода), указывая ему на теоретическую, по крайней мере, возможность обратить на пользу те гены, которые мы пока считаем вредными.

Приводимый нами случай *tifa*-гена не является единственным. В окраске морских свинок, например, мы имеем подобный же случай. Сравнивая рыжую морскую свинку с черной, мы находим у последней специальный ген черного пигмента, делающий черную морскую свинку значительно темнее рыжей. Но если тот же самый ген прибавить к палевой окраске, то палевая окраска исчезает, заменяясь так называемой розовой, которую на взрослых свинках часто лишь с большим трудом можно отличить от белой. Эти розовые свинки являются уже гораздо более светлыми, чем палевые, и таким образом один и тот же ген своим присутствием то затемняет, то осветляет окраску.

Подобного рода случаи, довольно многочисленные, приводят нас к заключению, что классификация генов по их внешнему проявлению при современном уровне наших знаний может быть проведена лишь весьма условно. Что касается попыток проведения классификации по более глубоким химическим признакам, как делает, например, Райт (1919), то и против нее можно сделать совершенно те же самые возражения. Возьмем ли мы оптический эффект гена или его химический эффект, морфологический или гистологический — положение по существу совершенно не изменяется. Всякий признак, фен данного гена в равной степени зависит от остальных членов формулы, от остальных генов. Нас несколько не удивит, если окажется, что тщательное исследование какого-либо гена покажет, что в одних условиях он будет оказывать окисляющее действие, а в других — восстанавливающее, или удивит в совершенно такой же степени, как удивляет *tifa*-ген своим меланистически-альбиотическим двуличием. И поэтому тщательное исследование генов в поисках за внешними критериями для их классификации нам не представляется многообещающим (именно в смысле

нахождения этих критериев), какими бы методами, химическими, гистологическими и пр., эти исследования ни производились. И поэтому наша мнемоническая классификация кажется нам пока вполне отвечающей уровню наших знаний о природе генов, вернее, нашему полному незнанию ее.

Однако, возможны и совершенно другие принципы классификации генов, чем классификация по фенам. Во-первых, возможно классифицировать гены по их положению в хромосомах, затем по отношению мутаций генов к нормальному «диному» состоянию организма.

Классификация генов по их расположению в хромосомах возможна будет, конечно, только в отдаленном будущем, когда топография хромозом многих организмов будет нам ясна. Однако, пока трудно сказать, что сможет дать нам такая классификация для познания самих генов. Исследование дрозофилы, в том виде, в котором оно сейчас находится, скорее говорит нам в пользу того, что классификация генов по их положению ничего не даст для понимания самих генов. Мы видим пока, что в каждой хромозоме в полном «беспорядке» разбросаны самые разнообразные гены: окраски тела, окраски глаза и его формы, формы крыла, развития щетинок и так далее. С другой стороны в каждой хромозоме имеется целый ряд генов, сходных с генами других хромозом. Уже теперь известны целые ряды генов, внешнее проявление которых почти или вовсе неразличимо (циннебар, вермилион, скерлет — светло-красная окраска глаза; эбони, блек, себл — черная окраска тела; реф, рефид, морула — неправильности глаз, и так далее) и их приходится различать только по местоположению в различных хромосомах.

Классификация генов по отношению их к нормальным аллеломорфам дикой формы может — быть имеет за себя кое-что, хотя пока здесь можно говорить только о разложении всех генов на две группы — на гены доминирующие над нормальным состоянием и на рецессивные к нему. У дрозофилы гены доминантных мутаций почти всегда сопровождаются летальным действием. Из общего числа доминантных мутаций дрозофилы только около пяти не оказывают на организм вредного влияния. Напротив, среди рецессивных мутаций имеется длинный ряд таких, при которых мухи сохраняют полную жизнеспособность и плодовитость.

Известные нам гены домашних кур распределяются примерно поровну на доминантные и на рецессивные по отношению к окраске дикой банкивской курицы. К доминантным принадлежат: *tifa*, *tode*, *todi*, *tofa*, *tuge*, *trage*, *trate* (?), *tofe*, *tone*; к рецессивным: *tedu*, *tefa*, *tine*, *trakla*, *trale*, *trase*, *trasi*. Относительно их летального действия нам мало известно. Приведенные выше данные, говорящие как бы за некоторое летальное действие *tifa*-гена, требуют еще дальнейшей проверки специальными опытами. Доминантный же *tofe*-ген, вызывая куроперость петухов, как будто отражается на его плодовитости, часто, более или менее, полно стерилизуя их. Но вообще о летальном действии генов доминантных мутаций кур можно говорить лишь относительно. На самом деле мы знаем породы гомозиготные и по *tifa* и по *tofe*, *tode*, *todi*, *tofa*, *tuge* и пр., и эти породы сохраняют свою жизнеспособность вполне, в то время как у дрозофилы только пять доминантных мутаций можно получить в гомозиготном состоянии, остальные погибают.

Можно конечно думать, что летальные мутации среди кур не могли сохраняться и что остались только те доминантные мутации, которые не вредны, но тогда надо будет допустить, что доминантные мутации у кур происходили значительно чаще, если, в конце концов, мы сейчас имеем едва ли не более сохранившихся доминантных мутаций, чем рецессивных.

Как бы то ни было, но разделение генов на доминантные и рецессивные по отношению к дикой форме представляет пока единственное серьезное деление генов. К сожалению, оно может быть проведено только после специального исследования диких прародителей наших домашних животных. Если по отношению к домашней курице это и возможно, то по отношению к домашним

собакам, лошадям, крупному и мелкому рогатому скоту мы находимся часто почти в безнадежном положении.

Что касается включения в само название гена указания на его доминантный или рецессивный характер по отношению к дикой форме, то Морган и его школа начинают названия доминантных мутаций с большой буквы, а рецессивных с маленькой. Мы можем достигнуть такой же выразительности, если будем всякую мутацию обозначать с большой буквы. Если в составе формулы дикого банкивского петуха имеется ген «atifa», то это название мы будем писать с малой буквы, а возникшую мутацию Tifa будем писать с большой буквы. Наша пара аллеломорфов будет Tifa, atifa, откуда вполне ясно, который из них доминирует (начинающийся с согласной) и который возник мутационно из дикого аллеломорфа (начинающийся с большой буквы).

Напротив, в составе дикой курицы имеется tine-ген. Мутационно он перешел в Atine, что мы и изобразим, начиная слово с большой буквы. Наша пара аллеломорфов будет tine-Atine, откуда видно, что tine доминирует над atine, но мутационно возник Atine из tine, а не наоборот.

Обозначение рассмотренных генов окраски может быть поэтому изображено так:

| Доминантные мутации | Нормальные аллеломорфы | Рецессивные мутации |
|---------------------|------------------------|---------------------|
| | tedu | Atedu |
| | tefa | Atefa |
| Tifa | atifa | |
| | tine | Atine |
| Tode | atode | |
| Todi | atodi | |
| Tofa | atofa | |
| Tofe | atofe | |
| Tuge | atuge | |
| | tule | Atule |
| Trage | atrage | |
| | trakla | Atrakla |
| | trale | Atrale |
| | trase | Atrase |
| | trasi | Atrasi |

Относительно того, имеется ли trate в составе дикой окраски, у нас сведений нет. Что касается tofe-гена, то хотя мы его и изобразили в виде доминантной мутации, но если, как мы показали при его описании, можно толковать как результат транслокации нормально имеющегося гена из игрек-хромозомы в ауто-хромозому, то нельзя будет его, строго говоря, изображать большой буквой.

О сходствах генов окраски

Познакомившись в общих чертах с генами окраски кур, мы должны немного остановиться на вопросе о том, нельзя ли провести какую-либо гомологию или, по крайней мере, аналогию между системой генов окраски кур, как представителей птиц, и системой генов млекопитающих, подробно разрабатывавшейся в последнее время рядом авторов.

Мы должны, впрочем, сейчас же подчеркнуть, что считаем постановку этого вопроса совершенно преждевременной и в нижеследующем изложим, почему этот вопрос кажется нам даже гораздо более преждевременным, чем он может показаться с первого взгляда.

Мы должны прежде всего провести известное различие между вопросом о гомологии генов и их аналогии. Обе эти проблемы, по существу совершенно различные, достаточно интересны и их не следует только смешивать одну с другой. Проблема «анalogии генов» имеет отношение преимущественно к проблеме механизма возникновения признаков (фенов). Напротив, проблема «гомологии генов» имеет преимущественное касательство к проблеме механизма возникновения самих генов. Под гомологичными генами мы будем понимать гены, являющиеся как бы одинаковыми, хотя они и возникают у различных видов. Примеры подобных генов мы знаем с полной достоверностью лишь у дрозофилы, где прямыми межвидовыми скрещиваниями удалось показать как бы гибридологическое тождество целого ряда генов.

Так, например, мутация «желтая» *Drosophila melanogaster*, скрещенная с «желтой» же мутацией *Drosophila simulans*, дает межвидового (и бесплодного) гибрида, который оказывается тоже «желтым» по окраске. Однако, тут же мы находим и примеры аналогичных генов—у обоих названных видов была описана особая «тонко-щетинковая» мутация (tiny-bristle), совершенно тождественная по внешности. Однако, при скрещивании «тонко-щетинковых» мутаций обоих видов друг с другом возникает гибрид с нормально устроенными щетинками. Получается картина такая же, как при скрещивании двух белых кур Бэтсона или белых кроликов, где потомство оказывается окрашенным. И подобно тому, как на основании этого скрещивания мы можем утверждать, что у кур и кроликов существует по два различных гена альбинизма, так и по отношению к дрозофилам мы должны признавать наличие двух различных генов, вызывающих «тонкие щетинки».

Не проще ли гены, обозначенные нами как гомологичные, назвать тождественными? Нет, понятия «гомоло-

гичный» и «тождественный» в данном случае не покрывают друг друга. Тождественными эти гены могли бы считаться только тогда, если бы никакими средствами никакой разницы между ними мы не могли бы установить. Но до сего времени мы остаемся еще при столь поверхностном знакомстве с генами, что утверждать тождество генов нам не под силу. В самом деле, при скрещивании «желтой» *Drosophila melanogaster* с «желтой» же *Drosophila simulans* получается «желтый» гибрид. Значит ли это, что оба «желтых» гена тождественны? Ответить на этот вопрос очень трудно. О тождестве их мы могли бы заключить по тому, что при скрещивании двух желтых не получается возврата к «дикой», серой окраске. Но такой возврат может не произойти и при не полном тождестве генов. Если мы имеем серию аллеломорфов, как, например: «белый», «эозиновый», «коралловый», «слоновый» и т. д. (гены окраса глаз дрозофилы, на 1-й морганиде в половой хромозоме), то при скрещивании двух мутаций этой серии не получится возврата к дикой «красной» окраске глаза, а получится большей частью или промежуточный окрас между двумя мутациями, или близкий к одной из них. Между тем, гены «эозиновый» и «коралловый» нетождественны, что опытный глаз может различить.

В рассматриваемой серии аллеломорфов, между самым темным «красным» и самым светлым «белым», открыто уже около дюжины промежуточных аллеломорфов.

Различия между многими из них уже столь незначительны, что, как пишет Морган, только, имея для сравнения штандартных представителей, можно бывает сказать, с каким аллеломорфом имеешь дело. И то это может решить лишь опытный глаз. Мы, конечно, очень мало, ничего даже не знаем о природе гена, но можно, думается, утверждать, что раз в течение такого сравнительно короткого срока в этой серии открыто около дюжины аллеломорфов, то несомненно их здесь можно ожидать во много раз большее число. Но открыть их скоро вероятно будет уже не под силу, пока мы не найдем других более строгих способов характеристики генов, чем характеристика на глаз. Поэтому, если Морган полагает, что многие из генов этой серии возникали повторно, то это утверждение можно принять лишь условно: повторно-возникающие гены тождественны лишь постольку, поскольку мы на-глаз не можем заметить разницы в их проявлениях во вне. Но если гены имеют сложную морфологическую или химическую структуру, то вероятно громадного числа их более мелких изменений мы не в состоянии будем различать по внешности.

Поэтому и гены «желтый» двух дрозофил мы пока не можем считать тождественными. Мы можем только утверждать, что они относятся к одной серии аллеломорфов. Конечно, возможность такого утверждения полна громадного значения и интереса, но все же гомология, т.-е. принадлежность их к одной и той же серии аллеломорфов и происхождение от общего «дикого» гена-прародителя, не совпадает с «тождественностью» генов.

Итак, для суждения о «тождестве» генов время вообще еще не пришло. О «гомологии» генов, т.-е. о принадлежности их к одной серии, мы можем судить только пользуясь непосредственным гомологическим опытом; для суждения об «аналогии» генов мы можем пользоваться внешним сходством. Аналогичные гены могут быть как гомологичными, так и негомологичными. Гомологичные гены могут быть тождественными и нетождественными, а в большинстве случаев даже и не очень аналогичными *). Тождественность генов и гомология генов может быть доказана только в пределах форм, допускающих скрещивание их друг с другом. Аналогия может быть установлена как в пределах вида, так и за его пределами, теоретически—весьма широко. Наконец, аналогичные гены могут находиться и в пределах одного и того же вида. Так, у *Drosophila melanogaster* имеются гены, по своему проявлению не отличимые друг от друга, но локализованные в разных хромосомах и, следовательно, совершенно различные, негомологичные.

Из сказанного ясно, что устанавливать гомологию, а тем более тождество генов птиц и млекопитающих, совершенно пока невозможно. Но суждения об аналогии допустимы в полной мере. Тут, конечно, возможны очень различные точки зрения. Можно признавать аналогию лишь между такими генами, для проявления которых нельзя найти никаких различий. Но можно, конечно (и это имеет свой интерес) находить аналогию и там, где можно усматривать какое бы то ни было сходство.

Прежде чем говорить об аналогии генов окраски птиц и млекопитающих, мы должны сказать несколько слов об этих последних. Осматривая окраски исследованных генетически грызунов, собак, коров, лошадей, мы несомненно улавливаем черты поразительного сходства. Всюду мы находим белых, рыжих, черных, почти всюду находим окраску близкую к «агути». Всюду находим пегих (цветно-белых), почти всюду находим пегих «черных по красному» и т. д., и в этом смысле окраски млекопитающих дают прекрасный пример «гомологических рядов», установленных для растений Вавиловым, хотя из всего сказанного и ясно, что с нашей точки зрения правильнее было бы говорить не о «гомологических», а об «аналогичных» рядах **).

В этом отношении несомненная аналогия между окрасками млекопитающих и птиц (по крайней мере кур) имеется. И здесь мы имеем белый цвет, рыжий, черный, имеем распределение черно-белое, рыже-черное. Имеем рыжую перевязь перед концом пера, напоминающую тип «агути» (напр., перо из гривы петуха «черногрудой, красной, дикой окраски»).

*) С. Райт (Sewall Wright) описал в серии основного гена окраски морских свинок аллеломорф, при котором не развивается желтый пигмент, а черный развивается почти нормально. Другие аллеломорфы этой серии действуют и на черный пигмент и на желтый—разница в проявлении достаточно большая, чтоб не считать эти гомологичные гены аналогичными.

**) С точки зрения вавиловских «гомологических рядов», гомологичными генами следовало бы называть то, что мы назвали «аналогичными». Однако, мы настаиваем на том, что «гомологичными» следует называть гены, принадлежащие к одной серии аллеломорфов. В этом словупотреблении мы ближе подходим как к химическому описанию, так и к биологическому значению термина. В самом деле, различия между генами, входящими в одну серию аллеломорфов, вероятно, имеют много общего с теми различиями, которые имеются между химическими соединениями, получающимися один из другого замещением по типу «гомологических (химических) рядов». Это тем более вероятно, что во многих, если не во всех случаях, при переходе от одного аллеломорфа серии к другому мы встречаемся с постепенным усилением свойственного серии действия. Так, на упомянутой 1,7 морганиде в половой хромозоме у *Drosophila*

Никаких других окрасок—зеленой, лиловой, красной и пр., мы здесь не находим (конечно, тут же необходимо отметить, что уже у фазанов имеются подобные краски, хотя нам еще и не ясно, какую роль там играют пигменты, какую роль структуры). Но если, тем не менее, мы и можем говорить об общем сходстве окрасок разных пород кур и разных пород кроликов, то только в смысле «гомологических рядов» Вавилова и лишь в очень слабой степени в менделистическом смысле.

Правда, для многих генов мы можем подыскать грубых аналогов. Так, *tedu*, основной ген цветности кур, имеет аналогов почти у всех млекопитающих. *Trale*, вызывающий на черном пере золотистую перевязь перед самым краем пера, имеет несомненно очень большое сходство с «агути», поскольку, вообще, может быть сходным рисунок пера и волоса. Ген *atrase*, вызывающий рецессивную ситцевость, подобен гену рецессивной серебристости (*f*-грызунов), а *trate* подобен доминантной серебристости грызунов (*P*-кроликов).

Однако, прежде чем решать вопрос об аналогии генов окраски волос млекопитающих и окраски оперения птиц, необходимо выяснить один чрезвычайно важный вопрос, на который пока мы не имеем ответа. Это именно вопрос о том, с чем надо сравнивать окраску волос млекопитающих—с окраской пера птиц или с окраской пуха? А между тем пока не будет дан удовлетворительный ответ на этот вопрос, все разговоры об аналогии окраски млекопитающих и птиц не имеют серьезного значения. Генетика окраски пуха птиц и генетика окраски пера имеют очень мало общего.

Сделаем беглый обзор генов кур с этой точки зрения. *Tedu*. *Atedu*-ген вызывает для пуха бледно-желтую или бледно-зеленоватую окраску, а для пера—чисто-белую.

Tine—пестрый рисунок и в общем—затемнение пуха, от различного распределения темных и светлых пигментов по длине пушинки. На пере кур—подобное же затемнение.

Tifa—появление черного пигмента в пуху, почти по всей поверхности тела, кроме низа; для пера—усиление или даже распределение черного пигмента.

Tofa—появление золотистого цвета в пуху; распределение золотистого (рыжего) цвета в пере (или белого).

Tofe—в пуху не действует.

Tode—в пуху и пере почти одинаковое ослабление черного пигмента.

Todi—подавление окраски пуха до бледно-желтоватого, пера—до белого.

Tuge—подавление золотисто-рыжего пигмента, в пере и пуху почти одинаково.

Tule—в пуху как будто совсем не заметен.

Trale—тоже.

Trage—в пуху если заметен, то вызывает осветление концов пушинок на загривке; в пере—поперечно-полосатое распределение черного пигмента.

Trakla и *trate* повидимому в пуху несколько не проявляются.

melanogaster имеется серия генов, изменяющая окраску глаза от белой до красной. Гены *эбони*, *сутти* в III-ей хромозоме изменяют окраску тела от серой до черной и т. п.

При наших современных представлениях о генах проще всего представить гены серии, как постепенное изменение какой-то структурной или химической единицы из *A* в *A*₁, затем *A*₂, затем в *A*₃ и т. д. Напротив, к сходству генов, вытекающему из теории вавиловских рядов, понятие «гомологии» в химическом смысле никак не приложимо, ибо какая-либо голубая окраска кристаллов хотя и свойственна многим соединениям меди, но свойственна и другим соединениям, не заключающим в себе атомов меди.

С точки зрения сравнительной анатомии предлагаемое словупотребление тоже более правильно. Если хромозома есть подобие органа клетки, то можно говорить при сравнении двух видов о гомологии их хромозом, и некоторому пункту данной хромозомы одного вида будет соответствовать гомологичный пункт в гомологичной хромозоме другого вида (рода и пр.). А следовательно и гены, расположенные в этих гомологичных пунктах, будут тоже гомологичными, независимо даже от степени их аналогичности.

Trase—проявляется в пуху повидимому в распределении черного пигмента по телу. У цыплят tifa, где верх черный, а низ с белыми желтоватыми пятнами, atrase увеличивает их размеры, иногда очень сильно. У взрослых—распределяет пигмент не по телу, а по перу.

Trasi—имеет в пуху действие, аналогичное действию на перо, распределяя черный пигмент. Наиболее интересной нам представляется разница в действиях tofa и tifa на пух и на перо. Принимая во внимание окраску одного лишь пуха, мы можем подобрать генетическую модель, довольно хорошо напоминающую те отношения генов, которые мы имеем у млекопитающих. Так, мы имеем ряд окрасок: бледно-желтую, подобную той, которую описывают для грызунов, имеющих лишь «присутствие окраски», но не имеющих генов окраски; затем идет доминирующая над ней золотистая окраска (tofa) с белым однако брюхом и низом и концами крыльев и пальцев (последнее, впрочем, заметно лишь при введении tifa); далее идет черная окраска, но тоже с белыми пятнами на тех же местах, меняющими свою форму и размеры под влиянием trase-гена. Глаза при всех этих окрасках черные или мутно-черные. Красная и другая окраска глаз возникает лишь под влиянием половой зрелости.

Мы видим, таким образом повторение схемы окраски млекопитающих, с той лишь разницей, что в пуху цыплят мы не имеем дела с усилителями—черный цвет дается прямо черным. Впрочем, нами получены рецессивные «гнедые» цыплята, у которых черный цвет ослаблен до коричневого (главным образом на концах пушинок) подобно тому, что мы имеем у кроликов «гаванна» и др. «сс»-форм (сс—в смысле Baura, а не американцев). Далее мы имеем доминантный белый, впрочем не совсем белый, а желтоватый, и ослабитель черного до голубого или до белого, аналогичного которому мы хотя у грызунов и не находим (голубые грызуны—рецессивны), но находим у овец, где аналогия достигает высокой степени (Robertson, 1909-10 и Bunson, 1910).

Однако принятие во внимание действия тех же членов на перо рушит всю эту довольно изящную аналогию.

Так, tifa-ген в пуху вызывает черный пигмент (черный цвет в небольшом количестве вызывается у цыплят некоторыми другими генами, которые мы оставляем пока в стороне), atifa-цыплята лишены черного пигмента во всем теле, кроме глаз, т.-е. совершенно так, как и грызуны. В этом виде tifa находит себе серьезного аналога у грызунов в лице В-гена (Е-американцев). Но в перо роль tifa совершенно иная, atifa формы обладают черным пигментом в полной мере и могут даже быть, как упоминалось ранее, почти совершенно черными.

Точно также tofa вызывает в пуху золотистый пигмент. Но в перо золотистый пигмент и без tofa может развиваться в достаточном количестве (грива и верх петухов банкивской окраски) и tofa ничего не развивает, а даже подавляет развитие черного пигмента, чего ген рыжей окраски грызунов не делает.

Trase-ген, как упомянуто, в пуху близок к генам рецессивной пегости, а в перо действие его близко к рецессивной серебристости.

Итак, резюмируя сказанное, мы видим, что:

I. Генетика окраски пера и пуха имеет много различий.

II. Рассматривая гены окраски кур в том виде, как они проявляются в перо, можно подобрать им ряд аналогов среди генов млекопитающих, хотя дикая, банкивская окраска ближе всего напоминает окраску агути, и поэтому «рыжая» и «черная» окраска кур не соответствует рыжей и черной окраске млекопитающих, так как первые эпистатичны к дикой, а вторые—гипостратичны к агути.

III. Рассматривая гены окраски кур в том виде, как они проявляются в пуху, мы находим в главных чертах значительное сходство с той генетической схемой окраски, которая построена для млекопитающих, хотя у кур мы еще не знаем многих усилителей и др. генов.

Однако и здесь имеется существенная разница в том, что tifa-ген и tofa-ген представляют собою доминантные мутации и не входят в генотип диких кур.

IV. Рассматривая гены окраски кур по их общему проявлению, как в пуху, так и в перо, мы почти не можем найти им аналогов среди генов млекопитающих.

V. По схеме генетики окраски пух цыплят обнаруживает заметно более сходства с волосом млекопитающих, чем перо.

Центральным пунктом нам представляется вопрос о том, с чем надо сравнивать окраску волос—с окраской пуха или пера, так как этот вопрос может быть решаем несколькими методами, как генетическим, так и сравнительно-анатомическим и физиологическим. Генетический метод как будто склонен проводить больше сходства между волосом и пухом птенцов, но, конечно, в этой области еще много пробелов.

Отметим еще одно обстоятельство, имеющее к рассматриваемому вопросу непосредственное отношение. Интересные опыты Вальтера Шульца (1919,20) показали, что развитие окраски (пигментов) в сильной степени зависит от внешних условий. Так, белого кролика «горностаевого» типа можно перекрасить в черный цвет, заставляя вырастать волосы на охлаждаемой коже. Таким образом белый кролик оказывается «не лишенным способности к выработке пигмента в шерсти», а лишь «лишенным способности вырабатывать этот пигмент согретой кожей».

Применяя эту точку зрения к курам, на которых В. Шульд также, отчасти, распространяет свои выводы, мы можем уяснить себе, каким образом цыпленок, одетый белым или почти белым пухом, одевается в известных генотипах черным пером. Пух и перо развиваются, конечно, в достаточно различных условиях, в частности по отношению к температуре. Пух развивается еще в яйце в условиях как эндогенного, так и сильного экзогенного нагревания. Перо—только при эндогенном нагревании и вероятно гораздо в худших термических условиях.

Если в генотипе кур имеются гены, аналогичные гену горностаевой окраски (между прочим, этот ген относится к серии основного гена цветности), то они и должны обусловить различие окраски пуха от пера. Тогда вопрос о том, с чем сравнивать окраску волоса—с окраской пера или пуха—будет решаться в зависимости от того, на что более похожи термические условия роста волос—на термические условия роста пуха или пера. Об этом мы пока мало знаем. Некоторым указанием на это может служить лишь следующее. Если взять животных, родящихся уже в шерсти,—напр., морских свинок, то, хотя у них с возрастом окраска шерсти и сильно меняется, но все же нельзя заметить такого общего изменения, которое можно было бы свести на то, что рост шерсти в утробе матери находится в лучших термических условиях. Так, горностаевые свинки как рождаются белыми, так и остаются белыми, рыжие свинки не меняют окраски с возрастом, серые даже несколько светлеют. О горностаевых следует заметить, что их уши и лапки и нос с возрастом темнеют, так что в утробе матери эти части тела находятся вероятно в лучших термических условиях, но окраска шерсти не меняется.

Условия жизни внутри матери очевидно, по термическим условиям, очень близки к условиям развития цыпленка в яйце, и поэтому для генов, действие которых зависит от температуры, вылупившийся цыпленок и новорожденное млекопитающее являются сравнимым материалом и постольку, поскольку возрастные изменения окраски шерсти не объяснимы изменением термических условий их развития, окраску волоса правильнее сравнивать с окраской пуха цыплят, а не с окраской пера взрослой птицы.

Мы ясно видим, что в этом вопросе остается еще очень много темного, но мы хотели наметить те различные пути, которыми можно внести ясность в этот темный вопрос.

Краткий обзор комбинаций генов окраски

После знакомства с отдельными, более или менее изученными генами окраски мы можем попытаться дать генетические формулы для известных окрасок различных пород кур и результатов их скрещиваний. Полный анализ окраски ни на одной породе пока не проведен, поэтому генетические формулы для них могут быть даны пока лишь предположительно. Однако, окраска многих пород в своей основе по отношению к рассмотренным 14 главным генам нам более или менее ясна, и поэтому такой даже предварительный обзор формул разных пород представляет свой, главным образом, рабочий интерес, поскольку он может указать нам более темные пункты генетики окраски кур.

С другой стороны интересно представляется возможность предсказания окраски в результате комбинации еще не полученных. Наконец, подобный обзор должен помочь иллюстрировать действие отдельных генов, затронутых при их описании не достаточно подробно.

Повторяем, настоящий обзор носит предварительный характер. Окраски некоторых пород известны нам лишь по цветным рисункам (Райта и др.), в которых к сожалению почти всегда отсутствует окраска пуховых цыплят, позволяющая часто яснее понять генотип окраски, чем окраска взрослых птиц. Окраска многих кур исследована нами лично различными скрещиваниями, во время которых получены комбинации генов, среди установившихся пород не встречающиеся. Однако, почти всюду остаются еще темные места. Особенно неясно распределение по многим генотипам гена *tine*, ясного преимущественно у цыплят, генов *trakla* и *trale*, в силу их еще недостаточной изученности, и гена *trate*, на рисунки не попадающего и требующего для своего констатирования специального внимания, особенно у пестро-окрашенных форм.

В нижеприлагаемом списке генотипов каждый из них имеет свой порядковый номер. Сейчас мы покажем, что одного порядкового номера генотипа может быть достаточно для того, чтобы составить себе представление об его формуле, и что, наоборот, зная формулу генотипа, можно автоматически получить его порядковый номер. Мы предчувствуем, что впоследствии, когда о тех или иных генотипах будет идти речь в животноводственной (вообще селекционистской) литературе, это обозначение генотипов их порядковым номером может получить практическое применение.

Пусть мы имеем гены А, Б, В, Г. Станем из них образовывать всевозможные комбинации, руководствуясь таким законом: сначала получим все комбинации с А, а затем все комбинации с а; затем, среди А-комбинаций в первую очередь получим все комбинации с Б, а затем с б. Точно так же среди а-комбинаций получим сначала все Б-комбинации, а затем б-комбинации. Затем, среди АВ-комбинаций получим все В-комбинации, а затем в-комбинации, и т. д.

Если мы ограничимся для примера четырьмя генами — А, Б, В и Г, то всех возможных комбинаций будет $2^4 = 16$, и в соответствии с указанным законом они расположатся в следующем порядке:

| | |
|---------|----------|
| 1. АБВГ | 9. аБВГ |
| 2. АБВг | 10. аБВг |
| 3. АБвГ | 11. аБвГ |
| 4. АБвг | 12. аБвг |
| 5. АбВГ | 13. абВГ |
| 6. АбВг | 14. абВг |
| 7. АбвГ | 15. абвГ |
| 8. Абвг | 16. абвг |

Придадим теперь значения: 8 для а, 4 для б, 2 для в и 1 для г. Тогда заметим, что абвг дадут в сумме 15, АБВГ дадут в сумме 0. Соответственные порядковые номера генотипов, как видно по таблице—16 и 1, т. е. на единицу более той суммы, которая получается от суммирования малых букв (их числовых значений), входящих в формулу генотипа. Возьмем примеры: генотип абВГ имеет малые буквы — а (значение — 8) и б (значение — 4),

суммируя и прибавляя единицу, получаем 13, как раз порядковый номер генотипа. Генотип АбВг имеет малые буквы б и г со значениями 4 и 1. Суммируя и прибавляя единицу, получаем 6, как раз порядковый номер генотипа.

Обратно, зная номер генотипа, можно расшифровать его. Для этого надо поступать так. Если мы хотим узнать, применительно к нашему случаю, содержится ли в рассматриваемом генотипе А или а, мы должны вычесть из его порядкового номера значение для а. Если вычитание невозможно (получается отрицательная величина), то содержится А, если 0 или положительный остаток, то в генотип входит ген а. Получив такой остаток (положительный), можно выяснить дальнейший состав генотипа, вычитая из остатка значение для б. Положительный остаток или ноль, после такого вычитания, указывает на наличие б. Этот остаток можно анализировать далее, и так далее. Перед началом такого анализа следует порядковый номер генотипа уменьшить на единицу.

Пусть, например, мы имеем генотип № 16 и желаем узнать формулу этого генотипа. Вычитаем из 16 единицу. Затем начинаем анализ. Вычесть из 15 число 8 можно, в остатке получается положительное число (7), следовательно в состав генотипа входит а. Из остатка (7) можно вычесть 4, получается положительный остаток (3), следовательно в состав генотипа входит б. Из остатка (3) можно вычесть 2, получается положительный остаток (1), следовательно в состав генотипа входит в; наконец, вычитая из остатка (1) единицу, получаем ноль, так что имеется и г, и формула генотипа абвг. Действительно, порядковый номер этого генотипа 16.

Второй пример. Узнать формулу генотипа № 5. Откидываем единицу, получаем 4; 8 из 4 не вычитается, значит имеется А, 4 вычитается, значит имеется б. В остатке 0, следовательно нет ни в, ни г, и вся формула АБВГ.

В разбираемых примерах мы имели дело с 4 генами. Введя в круг внимания пятый ген Д и д, мы получаем новые значения для букв: 1 для д, 2 для г, 4 для в, 8 для б, и 16 для а. Введение в рассмотрение шестого гена Е и е меняет значения букв так: е = 1, д = 2, г = 4, в = 8, б = 16, а = 32.

В прилагаемом ниже списке мы имеем дело с 14 генами. Располагая их по порядку их числовых символов (см. стр. 17), назначаем для них такие значения: *atrate* = 1, *atrasi* = 2, *atrasi* = 4, *atrate* = 8, *atrate* = 16, *atrate* = 32, *atule* = 64, *atule* = 128, *atofa* = 256, *atodi* = 512, *atode* = 1 024, *atine* = 2 048, *atifa* = 4 096 и *atedu* = 8 192.

Самая последняя, самая рецессивная комбинация с прибавлением единицы будет 16 384, что согласуется и с тем, что из 14 генов можно получить $2^{14} = 16 384$ генетических комбинаций (мы не различаем в данном случае гомо- и гетерозиготов). Англобойцовые куры имеют формулу: *tedu-atifa-atine-atode-atodi-atofa-atule-atrate-trakla-trale-trase-trasi-atrate*. Суммируем числовые значения и прибавляем 1:

| | |
|----------------------|------|
| Tedu | 0 |
| Atifa | 4096 |
| Atine | 2048 |
| Atode | 1024 |
| Atodi | 512 |
| Atofa | 256 |
| Atule | 128 |
| Tule | 0 |
| Atrage | 32 |
| Trakla | 0 |
| Trale | 0 |
| Trase | 0 |
| Trasi | 0 |
| Atrate | 1 |
| Добавление | 1 |

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | | ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|---|--|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate | | |
| 1. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | Этой наиболее доминантной комбинации мы не наблюдали. Можно однако думать, что это будут чисто белые птицы, благодаря соединенному действию tode, todi, tofa и tuge. | |
| 2—128. | + | + | + | + | + | + | + | ± | ± | ± | ± | ± | ± | ± | | |
| 2731. | + | + | — | + | — | + | — | + | — | + | — | + | — | + | Многочисленные следующие комбинации сходны с этой первой. Точного описания им мы однако не можем дать. Полагаем, что это тоже чисто белые птицы. Уже один tode-ген в гомозиготном состоянии вызывает почти чисто белую окраску, нарушаемую лишь trale-геном и tule-геном. Однако в этих комбинациях такое нарушение будет подавлено соединенным действием tofa-tuge. Красные плечи (tule) будут подавлены tifa-геном. У todi-гетерозиготов среди белого оперения будут проскакивать отдельные окрашенные перья. Окраску этих перьев можно определить, прибавив к номеру комбинации 512. | |
| 2732. | + | + | — | + | — | + | — | + | — | + | — | + | — | — | | |
| 2817. | + | + | — | + | — | — | + | + | + | + | + | + | + | + | Описание дальнейших todi-комбинаций мы опускаем (кроме № 5538). | |
| | | | | | | | | | | ? | ? | | | | | |
| 2978. | + | + | — | + | — | — | — | + | — | + | + | + | + | — | Сюда, вероятно, относятся «белоокаймленные» и «голубоокаймленные» польские куры. Оба пола крашены в «золотистый» цвет (atuge-tofa), но каждое перо окаймлено белой (tode-гомозиготы) или голубой (tode-гетерозиготы) каймой. От обычных золотистых польских отличаются наличием tode (ср. комб. № 3747), от сплошных золотистых наличием «меланистического» tifa-гена (см. стр. 29). | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3065. | + | + | — | + | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | Нами наблюдался петух этой комбинации, tode-гетерозигот. Окраска близка к следующей, но поперечно-полосатый рисунок очень мутный от смены беловатых и голубых полос. Грива и седло с желтоватым тоном (tuge-гетерозигот), плечи с красным, проглядывает tule. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3617. | + | + | — | — | — | + | + | + | — | + | + | + | + | + | В пуху был равномерно-голубым, как при андалузской окраске. | |
| | | | | | | | | | | ? | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Нами наблюдалась tode-гетерозиготная курица, относящаяся к этой комбинации. В пуху была черной настолько, что tode было незамечено (у некоторых ее сестер было яснее). Оперение преимущественно темно-голубое. Но грива грязно-золотистая от смеси золотых краев с голубыми средними «ланцетами». Золотистые края, крап и штрихи видны и на многих других перьях, особенно на спине. Махи коричнево-крапчатые по голубому фону. Tode-гомозигот должен быть грязно-белым с золотистыми отметинами, как и здесь. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Голубая или грязно-белая окраска андалузских кур. У tode-гетерозиготов все перья окрашены одинаково у обоих полов в голубовато-серый цвет с несколько более темными краями. Пух цыплят стальено-серый («голубой»). Tode-гомозиготы белые с отдельными серыми отметинами. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | К этой комбинации относим гибридов первого поколения павловского петуха и орловской курицы (см. табл. 13, фиг. 1, 2 и 3). | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Петух — черный, грива и седло рыжевато-белые (гетерозиготность?) с черными ланцетами, плечи белые. Крыловой треугольник белый, несмотря на tifa-ген. Перья груди черные, кое-где с белыми отметинами. Баки и борода грязно-белые tifa-trate. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Курица — черная с многочисленными белыми отметинами на всех перьях, намечающими белые остvolья и разорванную белую подкову (см. рис. 17). | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Цыплята — черные, с сероватым низом (отличие от № 4025) и коричневой на голове, переходящей в светлый, буланый тон (? tuge-ген). | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Сюда же относятся повидимому и F ₁ — гибриды павловского петуха с фаверолями (табл. 15, фиг. 1 и 2, рис. 23). Более чистый белый цвет петухов, благодаря гомозиготности по tuge. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
| | tedu | tifa | tife | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate |
| 3619. | + | + | — | — | — | + | + | + | — | + | + | + | — | + |
| | | | | | | | | | | ? | | | | |
| 3621. | + | + | — | — | — | + | + | + | — | + | + | — | + | + |
| 3623. | + | + | — | — | — | + | + | + | — | — | + | + | + | + |

ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ

Сюда мы относим серебристых падуанских кур, хотя нам еще не достаточно ясно, имеют ли они *tule*-ген или нет. По полному отсутствию красного цвета в оперении следовало бы принять их за *atule*. Но тогда золотистых падуанцев (№ 3747) пришлось бы тоже считать за *atule*, или допускать, что между серебристыми и золотистыми имеется разница в двух генах *tule* и *tuge*; между тем почти несомненно, что разница сводится к одному лишь *tuge*-гену.

Оперение обоих полов сходное, все перья белые с более или менее узенькой черной каймой. Против стержня пера кайма истончается, почти прерываясь, все перья имеют черную проксимальную и белую дистальную половины. Конец пера несет снова черное пятно, вырезанное с проксимальной стороны против стержня (см. рис. 22). На некоторых перьях концевое пятно расходится по краю пера в виде узкой черной каймы, изредка доходящей до черной проксимальной половины пера (большие кроющие крыла).

Пуховый наряд цыплят черноватый, концы черных пушинок беловатые. Спинка пестрая, черно-белая.



Рис. 23. Перья гривы (1) и седла (2) петуха F_1 павловско-фаверолевого скрещивания. Главное отличие от рис. 24 вероятно в наличии *trakla*-гена, вызвавшего белые пестрины и обнаружившего рецессивный *atrasí*-рисунок.

Тоже, но еще более пестрый от белых концов перьев.

Сюда относятся гибриды от павловского серебристого петуха и курицы-минорки (табл. 14, фиг. 3 и 4). Курица чисто черная, у петуха крыловой треугольник черный, края перьев гривы, седла и петушиных перьев плеч белые (*trale-tuge*).

Гибриды F_1 павловско-индобоюцового скрещивания относятся сюда же. Петух черный, грива и плечи с белым (рис. 24), крыловой треугольник белый. Голова, борода и баки с белым. Курица черная с немногими белыми отметинами на отдельных перьях тела и на махах. Некоторые даже почти чисто черные, лишь с неясным беловатым крапом на последних махах (см. табл. 14, фиг. 1 и 2).

Цыплята черные, почти без коричневого на лбу, или чисто черные, с сероватым низом и темносерыми ножками (*tuge*).

Во всех описанных гибридах павловско-орловских, павловско-индобоюцовых, павловско-фаверолевых и пав-

| №№ ком- бинаций | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate |
| 3635 | + | + | - | - | - | + | + | + | - | + | + | + | - | + |
| 3745. | + | + | - | - | - | + | - | + | - | + | + | + | + | + |
| 3747. | + | + | - | - | - | + | - | + | - | + | + | + | - | + |

ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ

ловско-минорках, отнесенных к комбинациям 3617 и 3326, две особенности не предсказываются на основании собранных нами до сего времени сведений об отдельных генах.

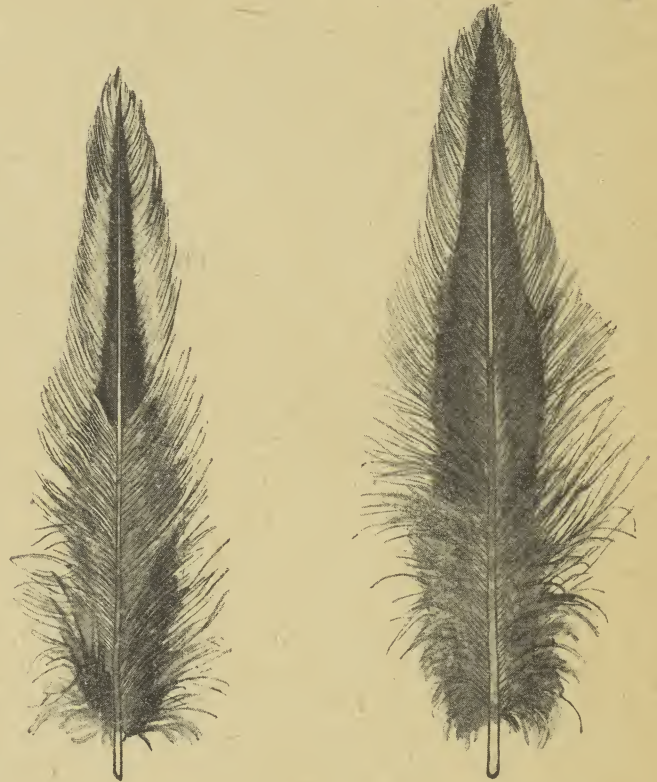


Рис. 24. Перья гривы (1) и седла (2) петуха F_1 павловско-индобойцового скрещивания для сравнения с рис. 23.

1) Неясно, почему во всех этих гибридах (кроме павл.-минорок) петухи имеют крыловой треугольник белым. Всюду входит tifa-ген, который должен был бы окрашивать махи в сплошной черный цвет (кроме крапа), как в генотипах 4002 и пр., и который действительно окрашивает их в черный цвет у F_1 павловских минорок.

2) Неясно, почему куры гибридов павловско-индийских и минорок оказываются чисто черными, хотя судя по братьям должны были бы иметь серебристую гривку (trale-tuge). Играет ли здесь роль tofa?

Сюда относим павловских серебристых кур, окрашенных сходно с падуанскими. Концевое пятно однако более правильной формы; в проксимальную сторону округло-выпуклое. Край проксимальной черной половины выпуклый в сторону конца пера (см. рис. 22). Чисто черные гибриды павловцев с минорками и индобойцовыми (куры) доказывают отсутствие trakla-гена в формуле павловцев.

Цыплята «седые» благодаря беловатым концам черных пушинок. Спинка пестрая.

Сюда относится курица № 2309 из F_2 павловско-орловского скрещивания, изображенная на табл. 10. От сестры (№ 2310, см. комбинацию 3749) отличается отсутствием белых концов перьев, от матери (№ 2019, см. табл. 13, фиг. 2) отсутствием tuge.

Оба пола окрашены одинаково, каждое перо окрашено в золотисто-рыжий цвет с черной проксимальной половиной и черным пятном на конце. Пятно против стержня пера истончается или вообще вогнуто со стороны основания пера (trakla). Или края концевой пятны расходятся по краю пера до проксимальной черной части в виде черной каймы. Окраска подобна окраске комбинации № 3619, только белый цвет замещен золотисто-коричневым.

Цыплята в пуху черные с гнедыми концами пушинок, на спине пестрые.

| №№ ком- бинаций | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi |
| 3749. | + | + | - | - | - | + | - | + | - | + | + | - | + |
| 3763. | + | + | - | - | - | + | - | + | - | - | + | + | - |
| 3841. | + | + | - | - | - | - | + | + | + | + | + | + | + |
| 3858. | + | + | - | - | - | - | + | + | + | - | + | + | - |
| 3862. | + | + | - | - | - | - | + | + | + | - | + | - | + |
| 3902. | - | + | + | - | - | - | + | + | - | - | - | - | + |
| 4002. | + | + | - | - | - | - | - | + | - | + | + | + | - |
| 4006. | + | + | - | - | - | - | - | + | - | + | + | - | + |
| 4018. | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | + | + | - |

ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ

Золотистые польские и падуанские куры сибрайт-бен-тамки. Возможно, впрочем, что у последних нет trale. Некоторые данные противоречат также присутствию trakla-гена у падуанцев.

Сюда надо отнести окраску курицы второго поколения павловско-орловских гибридов № 2310 (табл. 9, фиг. 1). Очень пестрая смесь черного (tifa) золотисто-рыжего (atuge-tofa-trakla) и белого (atrased-trate). В пределах этой комбинации однако возможны чрезвычайные вариации рисунка, зависящие от малопонятных генетических элементов.

Окрас золотистых павловских кур. Отличаются от предыдущих формой концевой пятны, выпуклого в сторону основания и формой проксимального черного пятны выгнутого в сторону конца пера. Ср. комб. № 3635, от которой эта окраска отличается заменой белого цвета золотисто-коричневым. В хохле, на бороде и баках белые отметины от trate-гена.

Сюда относятся гибриды плимутроков с орловцами (табл. 8). Окрас сходен с плимутроками, поперечно-полосатый, черно-белый. В гриве, седле и на плечах проявлен tule, под влиянием «пегости», описанной выше на стр. 28.

Окраска плимутроков должна быть отнесена, вероятно, к этой комбинации, хотя в ней и остаются еще неясные пункты. Tule вероятно есть, но не проявляется, хотя в его отсутствии окрас может-быть будет еще правильнее.

Оба пола окрашены вообще говоря одинаково, каждое перо с несколькими поперечными черными и белыми полосами. У петухов полос на каждом пере больше, особенно на перьях гривы и седла, и полосы чередуются чаще.

Цыплята в пуху не ярко-черные, низ сероватый, на загривке ясное светлое пятно. Ножки равномерно серые, а не черно-белые, пестрые, как в комб. № 4026.

Отличие окраса от предыдущего заметно только при внимательном рассмотрении. В предыдущей комбинации концы перьев черные, а здесь белые.

Оба пола черные с белыми кончиками перьев. Сюда же мы относим пока гуданов, хотя, как было упомянуто при описании trase-гена, возможно, что белые рецессивные концы перьев могут быть двоякого происхождения.

Цыплята в пуху черно-белые, с гораздо более сильным развитием светлых частей, чем в комб. № 4026.

Окраска петухов близка к дикой банкивской окраске. Однако все перья гривы, седла и плеч имеют средний нерассученный ланцет черного цвета, что при налегании перьев друг на друга мало заметно. Крыловой треугольник черный.

Курица черная, с золотой гривкой; края перьев золотистые. Большинство перьев тела, особенно на груди, бледно окаймлены рыжеватым и имеют беловато-рыжее остовье. Махи с коричневым крапом по черному фону.

Куры этой же комбинации, но имеющие ближайших родителей-фаверолей имеют крап и рыжие окрайки развитыми гораздо сильнее, так что махи становятся не черными с коричневым крапом, а коричневыми с черным крапом.

Цыплята в пуху черные с желтоватым низом и к концам крыльев. Ножки коричневые, а не черно-пятнистые (комбинация № 4026). Светлый низ часто выражен не ярко.

Тоже, но концы всех перьев белые. К старости белизна усиливается, так что окрас становится белым с черными отметинами (см. рис. 18). В пуху беловатые пятна развиты гораздо сильнее, особенно на крыльях, шее и голове.

Нами наблюдалась курица теоретически подходящая к этой комбинации, но оставшаяся не проанализированной. Окрас по всему телу чисто-черный, кроме перьев гривы, имевшей ярко-золотистые края.

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | | ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|---|--|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate | | |
| 4025. | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | + | + | + | <p>Оперение чисто-черное с белыми мелкими отметинами на голове, концах первых маховых и их кроющих и на перьях голени. У хохлатых и бородатых форм белые отметины развиты сильнее. Вероятно сюда же относятся черные польские куры с белым хохлом.</p> <p>В пуху, как следующие. Хохлатые формы имеют белое пятно на месте хохла. Впрочем, возможно, что у хохлатых форм и следующей комбинации здесь будет белое пятно.</p> | |
| 4026. | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | + | + | - | | |
| 4066. | + | + | - | - | - | - | - | - | - | + | + | + | + | - | <p>Окрас обоих полов одинаковый, черный с желтым: у петуха грива и седло по краям перьев, края перьев плеч, у кур края перьев гривы и слегка у других перьев. От комб. № 4002 должна отличаться отсутствием красных плеч у петухов и изменением золотистого цвета краев перьев в соломенно-желтый.</p> <p>Цыплята черные.</p> <p>Вероятно, к этой комбинации относятся бурогрудые бойцовые, хотя подобная же окраска может возникнуть и в других комбинациях, без участия tifa, тогда цыплята светлые.</p> | |
| 4090. | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | + | - | | |
| 9225. | + | - | + | - | - | - | + | + | - | + | + | + | + | - | <p>Эта комбинация должна быть по видимому идеально черной и не давать столь неприятных для заводчиков красноватых отметин на плечах петухов, какие дает иногда комб. № 4026. Возможно, что лучшие по стандарту представители черно-окрашенных пород и принадлежат именно к этой комбинации, а не к комбинации № 4026.</p> | |
| 5986. | + | - | + | - | - | - | + | - | - | + | + | + | + | - | | |
| 6050. | + | - | + | - | - | - | - | + | - | + | + | + | + | 7 | <p>К этой комбинации, отличающейся от комбинации 6050 (банкивская окраска) наличием tuge-гена, мы относим окраску типа «серебристо-серых» доркингов. Диморфизм окраски резко выражен. Петух имеет распределение окраски, аналогичное «черногрудой-красной», но все красное и золотистое заменено белым. Низ остается черным. Курица серая, мелко-крапчатая, грудь рыжеватая, грива черно-белая; края перьев белые, ланцеты черные.</p> <p>Окраска, известная под именем «уткокрылых», должна быть отнесена сюда же. Куры уткокрылых бойцовых и серебристо-серых доркингов окрашены практически одинаково. Но у петухов отличия заметны: грива и седло у уткокрылых не чисто-белые, а светло-желтоватые, а плечи несут еще более ясный желтый окрас. У петухов доркингов эта желтизна тщательно изгоняется и получены птицы с чисто-белыми гривой, седлом и плечами. Генетика этого различия нам не ясна.</p> <p>Сюда надо отнести вероятно окраску «темных доркингов», как они изображены в атласе Райта. Петух близок к петуху предыдущей комбинации, только черного в гриве и седле больше. Курица темная, почти черная, с коричневыми зонами на перьях, грудь желтая.</p> <p>Окраска, близкая к такой окраске курицы, наблюдалась нами в некоторых скрещиваниях, где tuge не принимал участия. С другой стороны темную окраску кур можно толковать и как результат atule-гена, и как результат tifa-гена. К сожалению, нам не известна окраска пуха цыплят.</p> <p>Окраска дикой курицы и пород итальянской, «ореховых» бойцовых. Петух «черногрудый-красный» с золотисто-красной гривой и седлом, темно-красными плечами. Крыловой треугольник гнедо-коричневый. Срединный ланцет перьев гривы и седла красно-коричневый или с легкой чернотой.</p> | |

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate |
| 6114. | + | — | + | — | — | — | — | — | — | + | + | + | + | — |
| 6215. | + | — | — | + | + | + | + | — | + | + | + | — | — | + |
| 7074. | + | — | + | + | — | — | — | + | — | + | + | + | + | — |
| 7138. | + | — | — | + | — | — | — | — | — | + | + | + | + | — |
| 7576. | + | — | — | — | + | — | — | + | — | + | + | + | + | — |
| 7730. | + | — | — | — | — | + | + | + | — | ? | + | + | + | — |

ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ

Курица трудно описуемой окраски, оливково-рыжая с более темным верхом, на котором резко выделяются светлыми штрихами стержни перьев. Грудь светлее, почти без черного пигмента. Края перьев гривы золотистые, края большинства перьев тоже несколько осветленные. Маховые перья черно-коричневые с более светлым крапом.

Цыплята в пуху с типичным «диким рисунком» в виде девяти продольных полос на спинке и с коричневой «стрелкой» на голове.

Сюда же относятся и «куропатчатые виандотты» и «куропатчатые кохинхины». Окраска их кур сильно отличается от приведенной окраски итальянцев более правильным рисунком в виде черных и коричневых подков. Какими генами вызывается это различие, остается еще совершенно неясным.

Петухи и цыплята окрашены, как и у итальянцев.

Сюда относится курица 3905, изображенная на рис. 14. В пуху ярко-дичая, в пере темно-коричневая, даже черноватая, с резкими светлыми оствольями и золотистыми краями гривы. Ирис темный. Грудь рыжеватая.

Эта чисто-белая комбинация интересна накоплением различных генов, привносящих белые элементы в окраску. Более идеальной «белой» окраской является только соответствующая альбиносическая atedu (№ 14407). При скрещивании такой комбинации с какой-либо окрашенной, не несущей белых элементов (напр. № 8186), не только первое поколение гибридов, но и подавляющее большинство второго поколения будет тоже белым, так как белый цвет привнесется генами: todі, tuge-tofa, гомозиготными tode, trage, atrase, atrasi (с tuge) и trate.

Эта комбинация, отличающаяся от комбинации № 8098 только tode-геном, почти не отличима по окраске от окраски англо-бойцовых кур, или наоборот отличима очень резко в зависимости от гомо- или гетерозиготности по tode-гену.

Tode-гетерозиготы петухи окрашены как «черногрудые-красные», но черный пигмент всюду несколько ослаблен до темно-голубого. Куры рыжие или «соловые», но черный пигмент на отметинах заменен голубым, обычно более светлым, чем у петухов.

Tode-гомозиготы петухи окрашены в белый цвет с красными плечами, гривой и седлом, похожи на окраску «pile» (см. комб. № 7576). Но куры отличаются большим обилием рыжего тона.

Нами наблюдался петух из этой комбинации. Окрашен в равномерный синева-голубой цвет (tode-гетерозигот). Края перьев гривы, седла и плеч соломенно- или серно-желтые. Tode-гомозигот должен быть белым с такими же серно-желтыми краями «петушиных» перьев.

Курица должна быть у tode-гетерозиготов тоже синева-голубой с желтоватыми окрайками в гриве и на др. перьях. Светлый штрих. У tode-гомозиготов курица почти белая, только гривка золотистая, светлая.

Цыплята обеих комбинаций, № 7074 и № 7138, в пуху светлые, едва ли отличимы от цыплят комбинации № 8098.

К этой комбинации надо отнести известную под именем pile.

Петух белый, но грива, седло, спина и плечи красные, подобно соответствующим местам в банкивской окраске.

Курица тоже белая, с розоватой грудью и золотистой гривой.

Интересно большое сходство этой окраски с окраской комбинации № 7074 и № 7730.

Окраска светлых брама, виандотт-колумбия и пр. Оба пола окрашены одинаково, основной фон чисто-белый. Ланцеты в гриве, махи, рули отчасти кроющие черные. Цыплята лимонно-белые, почти или вовсе без отметин.

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate |
| 7738. | + | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | + | + | — |
| 7819. | + | — | — | — | — | + | — | + | + | + | + | + | + | — |
| 7841. | + | — | — | — | — | + | — | + | — | + | + | + | + | + |
| 7842. | + | — | — | — | — | + | — | + | — | + | + | + | + | — |
| 7970. | + | — | — | — | — | — | + | + | — | + | + | + | + | — |

ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ

В описанной комбинации имеются еще не выясненные пункты: не ясно, почему иногда *tule* проявляется в виде красных плеч, как у изображенного на табл. 11, фиг. 1 петуха павловско-орловского, из второго поколения. Иногда же *tule* совершенно не проявляется. Гибриды брама-виандотты, которые должны были получить красные плечи со стороны виандоттов, ничем их не проявили, повторив окраской отца-брама (только грива и седло слегка пожелтели, как у всех *tuge*-гетерозиготов).

Такие белые-красноплечие представители этой комбинации отличаются от комбинации № 7576 наличием черных отметин в гриве, хвосте и на махах. Куры тоже отличаются черными отметинами от кур комб. 7576.

Сюда мы относим предположительно окраску лакендельверов, как они изображены у Райта: оба пола окрашены почти одинаково, основной фон чисто-белый, как и в предыдущей комбинации. Но грива, махи и рули, а у петухов также и кроющие хвост и седло — чисто черные. Отличие от предыдущих сводится к отсутствию белых окраек черных перьев.

Петух повидимому именно этой комбинации, любезно подаренный станции П. П. Смолиным *), окрашен в золотисто-желтый цвет, подобно палевым орпингтонам, но все перья при этом обнаруживают поперечную полосатость, совершенно подобную поперечной полосатости в окраске плимутроков (комб. № 3847), но из желтых и беловатых полос.

Сюда относятся гибриды пород орловской и орпингтон-буфф (см. табл. 17, фиг. 1 и 2).

Цыплята в пуху, как у следующей комбинации, но большей частью с коричневыми отметинами на загривке, низ светлее.

Оба пола окрашены одинаково в золотисто-рыжий цвет с черными отметинами, неясного генетического значения, особенно у изображенной на фиг. 2 курицы, где они образуют довольно правильный подковообразный рисунок на большинстве контурных перьев. На голове и в гриве белые отметины, особенно сильно выраженные у курицы (она — дочь петуха, изображенного на фиг. 1, и орловской курицы).

Оба пола окрашены одинаково в золотисто-желтый цвет, у петухов на плечах несколько более красный. В пределах этой комбинации однако существуют значительные колебания в количестве черного пигмента, участвующего в оперении. У хороших линий палевых орпингтон, кохинхин и др. черный пигмент в оперении или вовсе отсутствует или в виде следов встречается в рулях и махах. Незаметными переходами эти формы соединяются с такими, у которых черный пигмент развит достаточно, на тех же местах, как и у «светлых брама» (комб. № 7730). Каково генетическое значение этих, вероятно отчасти наследственных, различий — нам не ясно. Отчасти быть-может здесь играет роль гомо- или гетерозиготность *tofa*-гена и *tine*.

Скращивание орпингтон-буфф и кохинхин-буфф с черными породами дает петухов черных с золотой гривой, доказывая наличие *trale*-гена. Остается неясным, будет ли проявляться *tofa*-ген у *atrale*-форм.

Цыплята в пуху золотисто-желтые, низ и концы крыльев белые.

Эта комбинация отличается от комбинации № 8098 наличием *tuge*. Окраска кур близка к окраске англо-бойцовых, только края перьев не золотистые, а беловатые, что на более темных экземплярах часто не бросается в глаза. Петух имеет низ черный, а верх белый (грива, седло и плечи). На спине иногда проглядывает *tule*. У гетерозиготов-*tuge* красный цвет на плечах, спине развивается

*) Пользуюсь случаем принести ему выражение искренней признательности.

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ | | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|---------------------|--|-------|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | | | trate |
| 8098. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | + | + | + | + | — | вполне ясно, получается окрас, близкий к «уткокрылому» (см. комб. № 5922), а грива и седло желтеют. Пух цыплят беловатый. Сюда относится окраска фаверолей. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Английские бойцовые куры. Петух черногрудый красный грива и седло сравнительно светлые, до золотисто-желтого. Плечи вишневые, спина красная, крыловой треугольник гнедой. Проксимальные части перьев беловатые, что при внешнем осмотре заметно у корня хвоста (отличие от гено-типа № 4002). Отличие от банкивской окраски не ясно. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Курица «соловая», сверху бледно-коричневая с заметными светлыми оствольями. Грудь и особенно низ светлее, до белого, на первом году с коричневыми и даже черноватыми отметинами. Грива коричневая с прерывистыми черными отметинами и слегка золотистыми краями. | |
| | | | | | | | | | | | | | | | Цыплята светлые, розоватые, большей частью с маленькими коричневыми отметинами на загривке. | |
| 8102. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | + | + | — | + | — | Тоже, но «ситцевые» с белыми концами перьев. Изображенные в атласе Райта Spengled Old Englisch Game отличаются своеобразной окраской курицы (несколько более сероватой и темной). Генотипическое отличие их от только-что описанных «соловых» кур нам не ясно. Тем не менее они очевидно относятся к этой же комбинации генов, если только художник не желал изобразить окраску комбинации № 6054 (с участием tine). | |
| 8105. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | + | + | + | Сюда относятся орловские куры «а л о й» подпороды. Петух (см. табл. 1, фиг. 1) черногрудый-красный, но грива и седло и верх темно-красные до кирпично-коричневого или вишневого на плечах. Крыловой треугольник гнедой. Борода и баки беловатые (trate). В молодом оперении многие перья с белыми отметинами, особенно в крыле и хвосте. | |

Рис. 25. Перья разных типов алых орловских кур: 1) тип черноокаймленного пера; 2) тип равномернокоричневого пера.

Курица коричневая, цвета орехового дерева, многие перья с неполной черноватой каймой или с черным дистальным краем. Основания перьев серые, баки и борода бело-



Рис. 25. Перья разных типов алых орловских кур: 1) тип черноокаймленного пера; 2) тип равномернокоричневого пера.

Курица коричневая, цвета орехового дерева, многие перья с неполной черноватой каймой или с черным дистальным краем. Основания перьев серые, баки и борода бело-

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | | ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ | |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|--|--|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate | | |
| 8106. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | + | + | — | <p>ватые от белых кончиков перьев. Грива слабо отличается от остального оперения. Края перьев несколько светлее, ланцеты черноватые, остволье светлее.</p> <p>Цыплята одеты светлым пухом разных оттенков на разных частях тела, от почти белого и розоватого до коричневатого. На загривке и спинке часто имеется 1 - 2 коричневых пятна.</p> <p>В пределах этой комбинации замечаются ясные различия как в густоте коричневого тона, так и в степени развития черной каймы (рис. 25). Часть этих различий вероятно генотипической породы, но еще не ясно, от каких генов она зависит.</p> <p>Тоже, но борода и баки серые, «искр» нет.</p> <p>Орловская порода, «ситцевая» подпорода. Вышеописанная окраска алых орловцев здесь нарушена большим количеством белого. Все перья имеют белые концы от совместного действия atrase и trate. Белый цвет густеет к голове, которая кажется как бы осыпанной снегом (см. табл. 3, фиг. 1). Часто многие махи особенно первого порядка и некоторые рули чисто белые. Проксимальная часть пера на границе с белым пятном окрашена гуще, до черного.</p> <p>Цыплята повидимому не отличимы от комб. № 8105.</p> | |
| 8109. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | — | + | + | | |
| 8121. | + | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | + | + | + | <p>Сюда относим орловских кур багряной подпороды и индийских бойцовых, несмотря на сильные различия в окраске кур тех и других (см. табл. 4 и табл. 7).</p> <p>Отличие петухов багряных орловских и индийских бойцовых от генотипа комбинации 8105 нам не ясно. Багряные куры гораздо чернее орловских алых; окрас их приближается к петушину. При скрещивании орловских ореховых кур с павловским петухом, среди кур, изображенных на табл. 13, фиг. 2 и 3, получилась одна почти чисто-черная (atrakla) — вероятно она соответствует багряной окраске — с присоединением tifa-гена.</p> | |



Рис. 26. Перья индийских бойцовых кур разных типов:
1) тип курицы с ясным рисунком; 2) тип курицы почти без рисунка.

Индобойцовые куры окрашены тоже преимущественно в черный цвет, но с 1 — 2 коричневыми подковами на каждом пере туловища, или сходно с орловскими, но с чисто-черной гривой (рис. 26).

| №№ ком- бинаций. | СОСТАВ КОМБИНАЦИЙ | | | | | | | | | | | | | | ОПИСАНИЕ КОМБИНАЦИЙ |
|---------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|---|
| | tedu | tifa | tine | tode | todi | tofa | tuge | tule | trage | trakla | trale | trase | trasi | trate | |
| 8162. | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + | — | <p>При скрещивании орловских ситцевых (алых) с индoбойцовыми возникло потомство (см. табл. 6), окрашенное светлее обеих исходных родительских пород (куры, петухи — как орловские). Во втором поколении наблюдалось появление форм, близких к багряным формам; индoбойцового типа еще не возникло, вероятно благодаря еще более глубоко-рецессивному характеру индийской окраски.</p> <p>Цыплята, как в комбинации 8105.</p> |
| 8182 | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | <p>Петух этой очень рецессивной комбинации наблюдался нами только в молодом возрасте. Оперение темно-серое (перья разного возраста, поэтому серый оттенок различен), до черноватого; петушиные перья не развивались еще. Судя по петуху, описанному при комб. № 7138, петушиные перья должны иметь светлые серно-желтого цвета края при черно-коричневом ланцете.</p> <p>Курица, вероятно, мало отличается от описанной при комб. № 6114.</p> <p>Цыплята светлые, разных оттенков на разных местах, как в комб. № 8098 и № 8105.</p> |
| 8188. | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | <p>Эта комбинация нами еще не наблюдалась, но на основании изучения ближайших можно предсказать для нее следующую интересную окраску. Цыплята светлые, как у предыдущих, а перо у обоих полов одинаковое, более или менее равномерно-черное или черно-коричневое.</p> |
| 8192 | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | <p>Внешность этой комбинации предсказать затруднительно. Благодаря atrasi, середина пера, в отличие от предыдущей комбинации, должна быть не черной, но какой пигмент разовьется здесь при отсутствии генов tule, tofa и tuge — нам не ясно. Судя по тому, что на фоне атале в комб. № 6114 развиваются под влиянием trale и trakla рыжеватые отметины, надо думать, что и здесь получится подобие «золотистой польской» окраски, как в комб. № 3747, но темнее.</p> <p>По той же причине трудно точно предсказать внешность и этой самой рецессивной из всех окрашенных (tedu) комбинаций. Ясно, что окрас оперения будет весьма пестрый, благодаря белым концам перьев, черным или черно-коричневым основным половинам и вышеуказанным отметинам atrasi.</p> <p>Во всяком случае окрас этой самой рецессивной комбинации очень далек от чисто белого, который можно было бы предполагать для комбинации, содержащей только «основной ген цветности» и не содержащей никаких прочих генов окраски. Если теоретически такая комбинация и возможна, то среди современных кур мы ее найти и получить не можем, так как у кур не начали менделировать все те несомненно многочисленные гены, которые вызывают окраску этой 8192 комбинации.</p> <p>Если возможно ожидать найти у кур гены, аналогичные тем генам млекопитающих, которые дают полную черную окраску (по крайней мере В, С, D, Е и Н), то все они должны уже иметься в этой наиболее рецессивной из числа окрашенных комбинаций кур, так как здесь черный пигмент будет развит вполне интенсивно, так же, как и рыжий.</p> |

III

Генетика оперения ног кур

Генетика оперения ног является в значительной мере *grux et scandalum* для менделизма, потому что лишь с громадным трудом удастся уложить ее в какую-либо менделистическую схему, да и то приходится снабжать ее различными дополнениями. Однако, все же приходится различать между действительными отклонениями от менделевских типичных схем и лишь кажущимися, происходящими от недостаточного нашего знакомства с явлениями и от попыток притягивать за волосы наблюдаемые явления к слишком упрощенным схемам. Повидимому, генетика оперения ног сложна прежде всего от того, что число генов, так или иначе влияющих на оперение ног, довольно велико и что поэтому для получения совершенно ясных результатов нужно работать с достаточно чистым или проверенным материалом.

Оперение ног кур бывает весьма различным по своей внешности, и на большом материале можно подобрать в сущности решительно все переходы от ног совершенно голых к ногам, оперенным в максимальной степени. Поэтому, если мы дальше будем говорить о различных типах оперения ног, или «лохмоногости», то лишь более или менее условно, понимая под типами нечто среднее, около чего реальная действительность флуктуирует в весьма широких границах.

Лохмоногость вполне обозначается в пуху. Даже при рассмотрении задохликов и вообще цыплят вынутых из яйца, можно бывает вполне ясно определять тип и характер развития лохмоногости, и это, конечно, облегчает изучение генетики явления. Дальнейшие стадии жизни почти уже ничего не прибавляют к нашему представлению о лохмоногости данной особи. В нашей работе встретилось лишь очень небольшое число случаев, когда с развитием оперения наше представление о лохмоногости особи менялось. Да и то очень мало. Напр., курочка 1202 при рождении имела слабое оперение на одной ноге, а с возрастом превратилась в совершенно голоногую. Поэтому при всех дальнейших описаниях мы будем всегда иметь в виду именно пуховую лохмоногость.

Наиболее слабая лохмоногость, присутствующая часто у пород, считающихся голоногими, описывается нами под именем «пяточных пучков». При этом совершенно голыми остаются плюсна и все пальцы и лишь при внимательном рассмотрении можно бывает заметить (легче в пуху, чем в пере) несколько очень слабеньких, почти рудиментарных перышек на внутренней поверхности пяток (см. табл. 18, рис. 3). Несмотря на свою незначительность этот признак наследуется едва ли не лучше других типов лохмоногости, по крайней мере в некоторых скрещиваниях.

Наиболее слабые степени собственно лохмоногости состоят в том, что на плюсне или на пальце, в подавляющем большинстве случаев на внешнем (четвертом), появляется одна или одна-две пушинки. Здесь прежде всего следует отметить поражающую симметрию, с которой эти одинокие пушинки располагаются на правой и левой ногах. Так, они могут располагаться на плюсне, по середине ее длины или внизу ее (всегда с внешней стороны), или могут занять место при основании 4-го пальца, или на самом этом внешнем пальце, или, наконец, при основании среднего пальца, но очень симметрично на обеих ногах.

Резкие исключения здесь бывают крайне редко. В качестве примера приведем серию описаний цыплят-бентамок от скрещивания петушка № 618 с курочкой № 1329. В этом скрещивании было получено всего 21 лохмоногий цыпленок, среди которых описываемый тип повторился совершенно ясно пять раз. Описание их таково:

3135 — на обеих ногах по одной пушинке при основании внешних пальцев.

3342 — тоже.

3423 — по одной пушинке внизу плюсны и по одной на внешних пальцах.

3623 — симметрично по одной пушинке у основания внешних пальцев.

3648 — на обеих ногах по одной пушинке и на первом сгибе внешних пальцев.

Мы нарочно выписали из этой серии все случаи такой слабой лохмоногости, чтобы исключить невольный подбор симметричных форм, и, как видно, симметрия здесь действительно поразительная и наводящая на размышления. С этим же явлением симметрии вариации лохмоногости на правой и левой ногах мы сталкиваемся и на всех остальных ступенях развития лохмоногости. В общем можно утверждать, что правая и левая нога одной особи принадлежит всегда к одному и тому же типу лохмоногости, а разница в их опушении всегда ничтожна. Исключения из этого в нашей практике были редки, и относились они к самым слабым степеням лохмоногости. Так, упомянутая уже курочка № 1202 в пуху имела одну ногу вовсе голой, а на другой по плюсне шел ряд рудиментарных пушинок, впоследствии исчезнувших.

От описанных цыплят с одной-двумя пушинками на ногах почти незаметный ряд переходов приводит к типу, который мы обозначили, как «тип 1002 курицы», у которой вдоль плюсны (и только) шел ряд довольно плохо развитых пушинок. Повторяем, это не более как некоторый средний тип, подверженный колебаниям, но тем не менее выделение его имеет за собой некоторые и генетические основания.

Из этой же самой серии цыплят 618, 1329, из которой мы взяли примеры самой слабой лохмоногости, мы возьмем несколько примеров более развитой лохмоногости, чтобы иллюстрировать постепенность усиления ее и сохранения при этом симметрии.

3572 — пеньки в нижней части плюсны.

3410 — следы лампас, гуще книзу и по одному пеньку на внешних пальцах.

3049 — следы лампас.

3187 — обрывки внешних лампас.

3217 — скудная лохмоногость по плюсне и основанию внешних пальцев.

3267 — слабое опушение по плюсне, среднему и внешнему пальцам, на концах средних пальцев более развитые пучки.

3429 — внешние лампасы до половины внешнего пальца и на конце среднего в виде длинных концевых пучков.

3327 — довольно густые лампасы, гуще книзу и внешний палец.

В результате ряда таких незаметных переходов мы от типа «1002 курицы» приходим к следующему типу лохмоногости, который мы называем «лохмоногостью с концевыми пучками». Тип этот, особенно эффектно проявившийся при скрещивании петуха светлого брама № 606 с курицей виандотт № 663, можно описать так: плюсна исключительно с внешней стороны несет более или менее густые «лампасы», переходящие без перерыва на внешний палец и идущие до его конца; средний палец при этом остается почти или даже вовсе голым, кроме конца, на котором снова расположены одна или несколько пушинок (см. табл. 18, рис. 5 и 6); при этом пушинки на конце пальца («концевой пучок») располагаются не на верхней поверхности пальца, а на внешней боковой. Этим «концевой пучок» отличается от других обычных пучков на среднем пальце, которые располагаются всегда на «спинке» пальца, т.-е. на его верхней поверхности. При этом типе опушения ног очень часто можно наблюдать очень мелкие, рудиментарные пушинки в углах между внешними и средним, и средним и внутренним пальцами; повторим еще, что при этом типе вся внутренняя поверхность плюсны остается совершенно голой.

Дальнейшее усиление лохмоности приводит к типу, который можно назвать «кохинхиньим», так как он лучше всего бывает выражен у птиц этой породы. При этом типе и внешняя поверхность плюсны, и внешний и средний пальцы одеты очень густым опушением, в котором обыкновенно совсем скрывается внешний палец, даже когда он бывает вполне развит. Внутренняя поверхность плюсны и оба остальных пальца при этом могут оставаться совершенно голыми, и обычно такими и остаются. Если же на 1-м и 2-м пальцах и появляются отдельные пушинки, то все же их опушение не может идти в сравнение с опушением 3-го и 4-го пальцев и плюсны (см. табл. 18, рис. 7 и 8).

Здесь мы проследили один путь усиления лохмоности, приведший нечувствительными ступенями от самой слабой лохмоности до очень густой — от типа с «одной пушинкой» через типы «1002 курицы» и тип «с концевыми пучками» к «кохинхиньей» лохмоности. Здесь можно упомянуть еще об одном типе, имеющем повидимому право на выделение, именно о «фаверолево» типе, очень близком к типу «лохмоности с концевыми пучками», но лишенном как раз этого характерного признака — концевых пучков,

здесь обычно не выраженных, так как средний палец оказывается опушенным более или менее равномерно, хотя и не густо по всей длине, а к концу даже слабеет. Внутренняя поверхность плюсны остается голой.

Другой постепенный ряд усилений приводит от лохмоности с одним-двумя пучками ко второму очень сильному опушению, который мы называем лохмоностью «павловского» типа, так как он развит превосходно именно у павловской породы кур. К этому типу мы приближаемся от «типа 1002» курицы через постепенное усиление опушения плюсны. При этом, однако, опушение по мере усиления расплзается по всей внешней передней поверхности и заходит вполне ясно и на внутреннюю поверхность, главным образом, на ее нижнюю часть. Что касается пальцев, то они долго еще остаются совсем голыми или покрываются редкими пушинками, хотя на этой ступени усиления лохмоности плюсна может быть уже сильно опушенной. При дальнейшем усилении лохмоности одеваются более густым пухом и пальцы, при чем 1-й, 2-й, 3-й и 4-й пальцы оказываются опушенными почти одинаково густо (см. табл. 18, фиг. 1 и 2, и табл. 12, фиг. 1 и 2). Таким образом, «пав-

Менделирование Susti-гена.

Таблица I.

| Типы скрещиваний и №№ родителей. | Потомство. | | Типы скрещиваний и №№ родителей. | Потомство. | |
|-------------------------------------|----------------------|------------|-------------------------------------|----------------------|------------|
| | С пяточными пучками. | Голопятое. | | С пяточными пучками. | Голопятое. |
| Ss × Ss | | | Ss × ss | | |
| 614 . 622 | 16 | 1 | 612 . 622 | 10 | 9 |
| 614 . 1223 | 10 | 1 | 614 . 664 | 7 | 3 |
| 1210 . 1223 | 10 | 0 | 614 . 3141 | 1 | 5 |
| 1210 . 1033 | 11 | 5 | 1210 . 664 | 33 | 14 |
| 1210 . 622 | 16 | 7 | 1210 . 3725 | 2 | 1 |
| 1210 . 3307 | 6 | 3 | 3303 . 1223 | 7 | 7 |
| 1210 . 3451 | 13 | 4 | Итого | 60 | 39 |
| 1210 . 2981 | 7 | 2 | Теоретич. 1 : 1. | 49 5 | 49 5 |
| Итого | 89 | 23 | Всего найдено | 149 | 62 |
| Теоретич. 3 : 1 | 84 0 | 28 0 | Теоретич. сумма . . . | 133 5 | 77 5 |

ловский тип» отличается от «кохинхиньего» типа тремя признаками: 1) опушением внутренней поверхности плюсны, 2) почти одинаковым и в общем не сильным опушением всех четырех пальцев и 3) ясной разницей в степени опушения плюсны и пальцев.

Во втором поколении гибридов от скрещивания павловской породы с фаверолями нами наблюдалось одновременное присутствие обоих этих типов, благодаря чему почти вся нога оказывается покрытой густым пухом. Этот тип лохмоности по густоте оставляет далеко позади и павловский и кохинхиньий типы.

Наши исследования коснулись различных типов лохмоности, и хотя они еще далеки от завершения, но некоторые результаты уже раз'ясняют многие темные стороны менделирования лохмоности.

SUSTI-ГЕН (7477).

Наиболее незначительным элементом лохмоности кур являются пяточные пучки. Под этим названием мы разумеем своеобразно-расположенные перышки на внутренней поверхности пятки, чем они отличаются от разного вида других опушений пятки, встречающихся в разных линиях кур и еще не исследованных более детально. Так, при развитии павловской лохмоности часто пятки оказы-

ваются густо заросшими, но при этом зарастают они не только с внутренней стороны, но и по задней поверхности. Элементы, весьма сходные с пяточными пучками, встречаются также в минорко-павловском скрещивании, хотя и там они почти никогда не дают такой картины, которую мы наблюдаем у виандоттов.

На табл. 18, фиг. 3, изображена сзади нога куропатчатого виандотта № 614, у которого пяточные пучки выражены весьма типично. Уже при рождении на этом месте мы находим правильный, большей частью один ряд пушинок, обращенных вершинами не назад, а внутрь, к медиальной плоскости тел, и отделенный от опушения голени голым промежутком. Через 1 — 2 недели по вылуплении пяточные пучки часто исчезают и заменяются потом окончательными перышками, рудиментарными или вообще крайне мелкими. Точно такие же пяточные пучки изображены на табл. 18, фиг. 4, где нарисована нога гибрида виандотта и брама.

Наиболее определенные данные получены нами относительно менделирования пяточных пучков лишь в семье виандоттов и брама-виандоттов. Подобные же образования в других линиях мы должны пока оставить в стороне.

Менделирование пяточных пучков было замечено нами в 1920 г. при скрещивании с одним петухом метисного происхождения двух кур виандотт, №№ 622 и 663. Первая

из них несли пяточные пучки, и из 19 цыплят ее 9 или 10 имели пяточные пучки, 9 не имели. Близкая ее родственница, 663 курица, была голопятой, и ни один из ее цыплят не получил пяточных пучков. При дальнейших скрещиваниях этой же курицы она дала с павловско-орловским петухом 10 цыплят, из которых 1 имел пяточные пучки и с гуданом 5 цыплят, из которых у одного было подобие пучка. Но так как отдельные случаи пушинок на пятках, иногда напоминающих пяточные пучки, встречаются почти во всех семьях, то мы все же считаем 663 курицу генотипно-голопятой.

Аналогичные пяточные пучки были найдены в семье светлых брама. При скрещивании петуха брама с упомянутой 663 курицей все цыплята в числе 5 имели типично-развитые пяточные пучки. Два из них, петух 1210 (табл. 18, фиг. 4) и курица 1223, дали дальнейшее потомство как с голопятыми, так и с опушеннопятыми. Результаты этих скрещиваний представлены в таблице. В них включены следующие птицы: упомянутые уже 614, 622, 1210, 1223, гетерозиготные по предполагаемому гену, который мы символизируем цифрой 7477 (susti-ген). Куры 3307 и 3451 являются дочерьми 614-го. Одна из них голопятая, но по ходу скрещивания с отцом должна быть вероятно признана несущей susti-ген, так как полученный результат, 13 susti к 4 asusti, очень близок к 3 : 1.

Курица 664 (виандотт золотистая) тоже лишена пучков, но она в молодом возрасте не была исследована. Большое ее потомство, как с 614-й, так и с 1210-й, тоже явно распадается на 3 susti: 1 asusti (40 : 17, при теоретическом ожидании 43 : 14), так что, вероятно, правильнее было бы признать ее тоже susti-гетерозиготом. Однако, поставленное скрещивание ее с asusti-петухом не дало susti-цыплят, почему мы и отнесли ее в другую часть таблицы (ss x Ss). Курица 1033 — дочь того же брама петуха и курицы фавероли. Упоминаемые далее петухи 612 и 3303 лишены пяточных пучков, хотя в потомстве 3303 и отмечались цыплята с опушением на пятках, быть-может идущие и не от него (все его ближайшие родственники и родители — голопятые).

Как видно из таблицы, сопоставление в том виде, как оно сделано с приведенными оговорками о курах 664 и 3451, дает хорошее совпадение наблюдаемых результатов с теоретическими моногибридными формулами 3 : 1 и 1 : 1, что и оправдывает сделанное нами допущение о наличии у некоторых виандоттов и брама susti-гена, вызывающего развитие «пяточных пучков» на в н у т р е н н е й поверхности пяток. Некоторый избыток susti-форм вероятно объясняется тем, что в их число могло попасть некоторое количество случаев появления отдельных пушинок в области пяток, что наблюдается изредка почти во всех скрещиваниях.

К остальным генам лохмоности susti-ген повидимому не имеет прямого отношения. У виандоттов он сопровождается полной голоногостью, а у брама сложной лохмоногостью. При «обратном» скрещивании курицы 1223 лохмоногой и несущей susti с голоногим asusti-петухом-бойцом 3303 получено:

| | | |
|------------------------------|---|-----------|
| susti, лохмоногие | 2 | цыпленка. |
| susti, голоногие | 2 | » |
| asusti, лохмоногие | 1 | » |
| asusti, голоногие | 3 | » |

Лохмоногость и пяточные пучки, как видно, встречаются и вместе и отдельно, образуя все 4 возможные комбинации, и почти в равных количествах, насколько, конечно, об этом можно судить по столь небольшому числу полученных пока цыплят. Наконец, скрещивание петуха asusti № 612 с susti-гетерозиготной курицей № 622 доказывает несцепленность susti-гена с полом. При наличии сцепления пяточные пучки от матери могли бы перейти только к сыновьям, и все сыновья имели бы susti-ген, а все дочери — asusti. Получено же вполне независимое распределение:

| | |
|---------------------------|---|
| susti, петушки | 6 |
| susti, курочки | 4 |
| asusti, петушки | 6 |
| asusti, курочки | 3 |

Это доказывает несцепленность susti-гена с полом, или, иначе, локализацию его с одной из ауто-хромозом.

SUSO-ГЕН (7473).

Наиболее обширные опыты станции касаются наследования павловского типа лохмоности. Основоположником этих опытов явился павловский петух № 157, избраженный на таблице 12, фиг. 1. В 1919 и 1920 гг. он был скрещен с рядом кур как голоногих, так и лохмоногих, и дал обширное потомство, в значительной степени распустившее менделирование многих случаев наследования лохмоности.

Скрещивание с голоногими курами. В качестве голоногих пород были взяты: индийская бойцовая курица (№ 15), минорка курица (№ 177) и орловские (173 и 179). Родословная первых двух кур не внушала никаких подозрений, они были чисто голоногими. Что касается орловских, то можно было опасаться инфекции их какой-либо лохмоногостью, подобно тому, как оказался инфицирован лохмоногостью орловский чистопородный петух № 57 (о чем ниже) но такой инфекции повидимому не оказалось, так как, судя по результатам скрещиваний, орловки оказались генетически не менее голоноги, чем остальные упомянутые куры.

Все потомство, полученное от этих скрещиваний, в числе 50, утратило совершенно павловскую лохмоногость. 30 из них были вовсе голоногими, 20 же других несли слабые следы опушения, в виде 1 или 2 пушинок на наружной стороне плюсны. Наиболее «сильно» опушенные не превышали «типа 1002» курицы, т.-е. имели ряд слабых пушинок вдоль плюсны (см. табл. 13, фиг. 1 и 2, табл. 14, фиг. 1, 2, 3 и 4). Получилась ясная картина рецессивности павловской лохмоности. Голоногость оказалась признаком доминантным, с тем ограничением, что 40% гетерозиготов были не чисто голоногими, а несли следы или слабое опушение цевок. Эту поправку мы будем иметь в виду при дальнейших наших расчетах.

Второе поколение гибридов, полученное в числе 404 цыплят, дало столь же ясную картину моногибридного скрещивания, при условии признания слабо-лохмоногих форм за голоногих гетерозиготов. Среди 404 цыплят павловская лохмоногость зарегистрирована у 111, т.-е. 27,5%. Среди остальных 293 цыплят 204 были совершенно голоноги, а 89 слабо лохмоноги. Для того, чтобы иллюстрировать отсутствие переходных форм между «павловско-лохмоногими» и «слабо-лохмоногими», мы приведем описание лохмоногих цыплят одной серии за год.

Описание лохмоногих цыплят, павловско-индобо-вое скрещивание, серия 2124.2001, 1921 год.

- 2735—густо-лохмоногий и по всем четырем пальцам.
- 2768—лохмы у основания пальцев.
- 2780—густо-лохмоногий и по всем четырем пальцам.
- 2827—лохмоногость густая по 2-му, 3-му и 4-му пальцам и вокруг плюсны.
- 3004—густо-лохмоногий павловского типа, с пяточными пучкам; слабо опушены все пальцы.
- 3036—очень сильная павловская лохмоногость; опушены все пальцы, вокруг плюсны и на пятках.
- 3086—эмбрион, но видно, что лохмоногий.
- 3351—густая павловская лохмоногость по всем пальцам; голопятый.
- 3309—ноги голые, но при основании средних пальцев на обеих ногах по одному хорошо развитому пушку.
- 3333—на середине плюсны рудименты пушинок.
- 3357—две-три пушинки посредине плюсны.
- 3438—густая павловская лохмоногость по всем пальцам и пяткам.
- 3575—ноги голые, но одна пушинка на плюсне.

Из этих описаний ясно, что №№ 2735, 2790, 2838, 3004, 3036, 3251 и 3438 надо отнести в категорию павловских. Эмбрион № 3086, у которого тем не менее была уже заметна лохмоногость, очевидно тоже был этой же категории. Остальные столь же ясно попадают в число слабо-лохмоногих.

Чтобы еще более подчеркнуть отсутствие переходов между павловской лохмоногиестью и лохмоногиестью слабой, приведем описания «слабоопушенных» цыплят двух других павловско-индоемцевых серий этого года.

Серия 2123.2003 (слабо-лохмоногие цыплята).

- 2733—у основания средних пальцев по пушинке, остальное голое.
2741—на левой цевке одна пушинка.
3003—следы лампас; кроме того, на правой ноге одна пушинка и совнутри плюсны; ясные пятчатые пучки.
3029—следы лампас.
3233—на плюсне три рудиментарных пушинки.
3305—следы лампас.
3525—лампасы типа 1002 курицы.
3635—слабые лампасы посреди плюсны.
3671—следы лампас посреди плюсны.

Серия 2124.2125 (слабо-лохмоногие цыплята).

- 2714—слабо-лохмоногий.
2723—на левой цевке две пушинки.
2736—слабо-лохмоногий.
3163—голоногий, но на внутренней стороне плюсны намек на опушение.
3274—рудиментарные лампасы.
3297—в пуху описан как голоногий, но в пере получил следы лохм.
3441—лампасы типа 1002 курицы.
3511—тоже.
3566—тоже.
3628—тоже.
3655—следы лохм.

Как видно из этих описаний, взятых подряд, самый лохмоногий из числа непавловских цыплят описан как «слабо-лохмоногий», что слегка превышает ступень «типа 1002 курицы» и очевидно представляет верхний предел флюктуации (скажем осторожнее: вариации) этого типа. Мы подробнее останавливаемся на этом вопросе потому, что в других скрещиваниях, в которых замешаны иные еще гены, картина получается часто гораздо менее ясная. Здесь же мы имеем типичное моногибридное скрещивание.

Во всех скрещиваниях картина в общем получилась одинаковой. Заслуживает однако внимания довольно заметный недостаток «слабо-лохмоногий» категории в павловско-орловском скрещивании по сравнению с другими. Так, в первом поколении гибридов орловцы дали 27% слабо-лохмоногих, а индоемцевые 58%, минорки — 4%. Цифры эти приблизительно, но во втором поколении они повторились примерно так же. Орловцы - гетерозиготы дали 29% слабо-лохмоногих, индусы 47% и минорки 53%. Минорки и индусы поменялись своими близкими местами, но сохранили заметное отличие от орловцев.

Эту разницу можно предположительно толковать, как некоторое отличие тормоза, имеющегося у орловцев, от тормоза, имеющегося у индусов и минорок. Но вероятнее нам представляется предположение, что в генотипе орловцев имеется какой-либо очень слабенький добавочный тормоз или усилитель тормоза основного, или, наоборот, что у индусов и минорок имеется слабый усилитель лохмоности. Некоторые указания подобного рода можно найти и в дальнейших скрещиваниях с участием орловской крови, но при современном нашем понимании генетики лохмоности исследование этого гена (?) приходится отложить в виду незначительности его проявления.

На основании моногибридного типа второго поколения мы можем дать следующую формулировку гену:

Suso-ген. Тормоз лохмоности или ген голононости (7473) подавляет развитие того типа лохмоности, который в чистом виде имеется у павловской породы кур. **Suso-гомозиготы**, при отсутствии генов доминантной лохмоности (см. ниже), имеют цевки и пальцы совершенно голыми. В гетерозиготном состоянии доминирование **suso**-гена оказывается не всегда полным, и в разных скрещиваниях различный % **suso** - гетерозиготов обнаруживает слабые признаки лохмоности в виде отдельных пушинок в различных местах, или даже в виде слабых лампас, часто из недоразвитых перышек. В среднем, из числа **suso**-гетерозиготов около 40% оказывается со следами опушения. Одновременно **suso**-ген уничтожает и развитие сильных

перьев на подколениках (ястребиный клочок), у извлеченных рецессивом клочок опять возникает, как у курицы № 2310 (см. табл. 9, фиг. 1).

Разнообразные дальнейшие скрещивания, в которых принимал участие **suso**-ген, сведены нами в прилагаемой таблице II, в которую включены только те случаи, в которых менделировал из числа нам известных только один **suso**-ген. Теоретические числа всюду вычислены в том расчете, что 40% **suso**-гетерозиготов обнаружат слабую лохмоность, а 60% попадут в число голоногих. Формулы скрещиваний представлены буквами Т и т, из которых Т (тормоз лохмоности) изображает доминантный аллеломорф, а т — рецессивный. При осмотре других пород и поставленных некоторых скрещиваний павловский тип лохмоности был найден и у некоторых других пород, в том числе бентамок (№№ 666, 2328) и др. кур (№№ 640, 683), а также и орловцев (о чем см. ниже). В качестве голоногих кур мы упоминаем лишь проверенных англобойцовых (1026, 631, 630, 3303 и др.) и некоторых других.

Сводная таблица менделирования **Suso** - гена.

| Тип скрещивания. | Голоногих ТТ + 60% Тт | | Слабо-лохм. 40% Тт. | | Павловско-лохм. тт. | | Всего. |
|------------------|-----------------------|-------|---------------------|-------|---------------------|-------|--------|
| | Найд. | Выч. | Найд. | Выч. | Найд. | Выч. | |
| ТТ × ТТ | 143 | 142,0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 142 |
| тт × тт | 0 | 0 | 2 | 0 | 47 | 49,0 | 49 |
| ТТ × тт | 60 | 57,6 | 35 | 38,4 | 1 | 0 | 96 |
| ТТ × Тт | 258 | 257,8 | 64 | 64,2 | 0 | 0 | 322 |
| Тт × Тт | 222 | 239,2 | 93 | 86,8 | 120 | 109 | 435 |
| Тт × тт | 33 | 31,7 | 27 | 21,8 | 47 | 53,6 | 107 |
| | 715 | 728,3 | 221 | 211,2 | 215 | 211,5 | 1151 |

Всюду итог наблюдений весьма близок к теоретическим ожиданиям. Незначительный избыток павловских форм (**asuso**-форм) в F₂ 120 против ожидаемых 109 + 9 вероятно вполне случаен, так как при обратном скрещивании получено, наоборот, несколько менее **asuso**-форм, чем ожидалось (47 против 53,5). В общем ожидалось по всем скрещиваниям 211,5, а получено 215, что почти совпадает.

Несколько хуже кое-где совпадение числа ожидаемых слабо-лохмоногих с полученным. Это легко объяснить, если вспомнить, что % слабо-лохмоногих **suso**-гетерозиготов различны в скрещиваниях с различными породами. Но в общем итоге и число наблюдаемых слабо-лохмоногих форм (221) достаточно хорошо совпадает с теоретически ожидаемым (211,2 ± 8,8).

Мы приходим к заключению что **suso**-ген принадлежит к числу типично-менделирующих генов, очень удобных для экспериментов, и что эта часть генетики лохмоности кур представляется достаточно ясной.

Теперь скажем несколько слов о лохмоности типа «1002 курицы», о которой часто упоминалось при описании цыплят. Происхождение этой курицы было неясно, так как была известна только ее мать (плимутрок), а отцом был какой-то беспородный тульский петух. От скрещивания с чистопородным англобойцовым петухом 1002 курица дала трех цыплят, из которых один был с такой же лохмоногиестью, как мать, а другая (курица № 1227) голоногая. Будучи скрещена с отцом, а затем с его сыном — англобойцами 605 и 3303, эта курочка дала 37 цыплят, из них 25 голоногих, а 12 слабо-лохмоногих, из числа которых многие дали совершенно тот же тип лохмоности, как и их бабушка, 1002-я. Можно было думать, что перед нами доминантный тип лохмоности, лишь с неполным доминированием. Однако, скрещивание 1002 курицы, с **suso**-гетерозиготным петухом 2389 дало 14 цыплят, из которых 2 или 3 были типичные **asuso**-формы.

Менделирование Suso-гена.

Таблица II.

| ТТ × ТТ | Голоног. ТТ 60%Тт | Слабо-лохм. 40%Тт | Павловск. тт | ТТ × тт | Голоногие ТТ и Тт (60%) | Слабо-лохм. Тт (40%) | Павловские тт |
|-----------------------|----------------------|----------------------|-----------------|---|-------------------------------|-------------------------|------------------|
| 605 . 630 | 28 | 0 | 0 | 157 . 173 орловск. | 3 | 4 | 0 |
| 605 . 631 | 9 | 0 | 0 | . 179 » | 13 | 2 | 0 |
| 605 . 1014 | 17 | 0 | 0 | . 177 минор. | 9 | 7 | 0 |
| 3303 . 631 | 11 | 0 | 0 | 157 . 14 и 15 индобойц. . . | 5 | 7 | 0 |
| 3303 . 1014 | 15 | 0 | 0 | 2328 . 1202 | 29 | 12 | 1? |
| 3303 . 3731 | 5 | 0 | 0 | 614 . 683 | 1 | 3 | 0 |
| 3303 . 2879 | 4 | 0 | 0 | | 60 | 35 | 1 |
| 2015 . 179 | 14 | 0 | 0 | | 95 | | 1 |
| 7 . 663 | 5 | 0 | 0 | Итого получено . . . | 96 | | 0 |
| 7 . 699 | 9 | 0 | 0 | Итого вычислено . . | 57.6 | 384 | 0 |
| 2015 . 2311 | 25 | 0 | 0 | | | | |
| Итого получено . . | 142 | 0 | 0 | Тт × Тт | | | |
| Итого вычислено . | 142 | 0 | 0 | Родители. | | | |
| Тт × тт | | | | F ₁ павлов.-индобойцов. . . | 111 | 52 | 58 |
| 157 . 22 | 0 | 0 | 21 | F ₁ павлов.-минор. | 39 | 23 | 25 |
| 3125 . 683 | 0 | 1 | 10 | F ₁ павлов.-орловск. | 54 | 14 | 28 |
| 3064 . 2778 | 0 | 0 | 12 | 2018 . 2388, павл.-орлов. . | 3 | 1 | 3 |
| . 3112 | 0 | 0 | 1 | 2123 . 3297, павл.-индобойц. | 3 | 0 | 1 |
| . 3118 | 0 | 1 | 3 | 2018 . 3259 | 0 | 0 | 2 |
| Итого получено . | 0 | 2 | 47 | 2884 . 645 | 11 | 4 | 3 |
| Итого вычислено | 0 | 0 | 49 | | 222 | 93 | 120 |
| ТТ × Тт | | | | Итого получено . . | 31,5 | | 120 |
| 2018 . 1026 | 19 | 0 | 0 | Итого вычислено . . | 239.2 | 86.8 | 109,0 |
| . 630 | 9 | 2 | 0 | Тт × тт | | | |
| . 663 | 6 | 4 | 0 | 157 . 2005 | 3 | 2 | 6 |
| . 2966 | 19 | 2 | 0 | 2018 . 2745 | 0 | 1 | 2 |
| 2123 . 1985 | 20 | 11 | 0 | 3125 . 640 | 2 | 1 | 1 |
| 2884 . 1202 | 16 | 1 | 0 | 3125 . 666 | 1 | 1 | 3 |
| 57 . 15 | 12 | 4 | 0 | 3125 . 2345 | 2 | 0 | 3 |
| 2302 . 2301 | 27 | 2 | 0 | 3125 . 2353 | 2 | 5 | 4 |
| 2302 . 2303 | 15 | 13 | 0 | 3125 . 3058 | 5 | 8 | 7 |
| 2302 . 33 | 19 | 4 | 0 | 2328 . 666 | 4 | 5 | 7 |
| 2302 . 2707 | 4 | 1 | 0 | 2328 . 3259 | 13 | 2 | 11 |
| 2302 . 3731 | 12 | 4 | 0 | 3246 . 2310 | 1 | 2 | 3 |
| . 679 | 4 | 1 | 0 | | | | |
| . 686 | 7 | 0 | 0 | Итого получено . . | 33 | 27 | 47 |
| 2344 . 1199 | 19 | 2 | 0 | | 60 | | |
| . 3727 | 8 | 1 | 0 | Итого вычислено . . | 31.7 | 21.8 | 47 |
| . 3728 | 13 | 0 | 0 | | 53,5 | | 53.5 |
| 605 . 1227 | 10 | 6 | 0 | Всего получено . . . | 375 | | 167 |
| 3303 . 1227 | 15 | 6 | 0 | Всего вычислено . . . | 379.5 | | 162.5 |
| . 2832 | 4 | 0 | 0 | | | | |
| Итого получено . . | 258 | 64 | 0 | | | | |
| Ожидалось | 257.8 | 64.2 | 0 | | | | |

Этим доказывается, что 1002 курица действительно была suso-гетерозиготом, и наследование ее лохмоности при скрещивании с англобойцами шло не по доминантному типу. Между прочим, заслуживает внимания то, что в этой линии suso-гетерозиготы почти все проявляли следы лохмоности. Из числа потомков 1227 курицы, 65% гетерозигот проявило лохмоность, а в скрещивании 2389 с 1002 из 14 цыплят только 3 были голоногими, так что надо думать, что все гетерозиготы оказались со следами лохмоности.

Suso-ген должен входить в генотип дикой курицы, и asuso-формы должны были проявиться в виде рецессивной мутации. Никаких признаков летальности asuso-ген с собой не несет, что видно из прекрасного совпадения числа ожидаемых asuso-форм с числом наблюдаемых действительно при расщеплениях. О происхождении asuso мы пока многого сказать не можем. Среди известных нам пород asuso устанавливается у павловских, султанских (2389 петух происходит из второго поколения султанско-индобоюцового скрещивания), английских бентамок, нескольких линий беспородных русских кур Тульской и Орловской губ. и, как далее будет указано, орловских кур и др. Так что географическое распространение этой мутации довольно широко.

В ряде скрещиваний нами определялось одновременное менделирование suso-гена с целым рядом других генов. Однако, как показывают приводимые ниже данные, никаких следов сцепления suso с каким-либо геном до сего времени найти не удалось.]

Suso и tifa.

В F₂ павловско-индобоюцового и павловско-орловского скрещивания дигибридная формула (9 : 3 : 3 : 1) для пары и зависимых генов реализовалась так:

| | | | |
|-----------------------|-----|-----------|-------|
| suso tifa | 118 | ожидалось | 128,6 |
| suso atifa | 47 | » | 43,2 |
| asuso tifa | 49 | » | 43,2 |
| asuso-atifa | 15 | » | 14,1 |

Никаких следов взаимодействия генов нет.]

Suso и gidu.

В индо-павловском скрещивании форма ноздрей и тормоз лохмоности менделировали совершенно независимо:

| | | |
|-----------------------|----|------|
| gidu suso | 90 | 91,0 |
| gidu asuso | 33 | 30,6 |
| agidu suso | 30 | 30,6 |
| agidu asuso | 13 | 10,2 |

Suso и weque.

Во втором поколении того же скрещивания стручковый гребень и лохмоность наследовались независимо:

| | | |
|-------------------------|----|-----|
| weque, suso | 67 | 75 |
| weque, asuso | 28 | 25 |
| aweque, suso | 29 | 25 |
| aweque, asuso | 9 | 8,2 |

Suso и wene.

В павловско-орловском скрещивании розовидный гребень и лохмоность наследовались независимо. При обратном скрещивании wene-suso-гетерозигота с awene-asuso-курицей получено:

| | | |
|------------------------|---|-----|
| wene, suso | 3 | 3,5 |
| wene, asuso | 6 | 3,5 |
| awene, suso | 3 | 3,5 |
| awene, asuso | 2 | 3,5 |

Suso и rete.

В павловско-фаверолевом скрещивании полидактилия и лохмоность наследовались независимо:

| | | |
|-----------------------|----|------|
| rete suso | 58 | 57,0 |
| rete asuso | 26 | 27,0 |
| arete suso | 24 | 25,0 |
| arete asuso | 13 | 12,0 |

ДОМИНАНТНАЯ ЛОХМОНОСТЬ, SUSTA-ГЕН (7475).

Лохмоность фаверолей существенно отличается от лохмоности павловцев голой внутренней поверхностью плюсны, развитием сильных перьев на наружных пальцах.

Менделирование Susta-gena. Таблица III.

| Родители и типы скрещивания. | Потомство. | | | | |
|---------------------------------|------------|----------------|---------------------|----------------------|------------------|
| | Голоногие | Слабо-лохм. *) | Без конц. пучков *) | С концев. пучками *) | Павловская лохм. |
| ЛЛ × лл | | | | | |
| 2015 . 636 | 1 | 1 | 4 | 5 | 0 |
| ЛЛ × лл найд. . . | 1 | | 10 | | |
| ожд. . . | 0.0 | | 11.0 | | 0.0 |
| Лл × лл | | | | | |
| 3303 . 1023 | 4 | 2 | 4 | 6 | 0 |
| 1025 . 1023 | 14 | 4 | 3 | 1 | 0 |
| Лл × лл | 31 | 6 | 7 | 7 | 0 |
| 2015 . 2437 | 15 | 3 | 4 | 0 | 0 |
| 1025 . 668 | 5 | 1 | 6 | 0 | 0 |
| 3303 . 668 | 6 | 5 | 3 | 0 | 0 |
| | 26 | 9 | 13 | 0 | 0 |
| Лл × лл найд. . . | 44 | 15 | 40 | 7 | 0 |
| ожд. . . | 44 | | 42 | | 0 |
| | 43.0 | | 43.0 | | 0.0 |
| Ттл × ТТл | | | | | |
| 57 . 180 и 183 | 5 | 3 | 7 | 1 | 0 |
| 57 . 2337 | 10 | 5 | 0 | 1 | 5 |
| 57 . 2340 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 3246 . 2337 | 2 | 7 | 7 | 0 | 0 |
| 3246 . 2340 | 2 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| | 21 | 17 | 23 | 2 | 0 |
| Ттл × ТТл найд. . . | 21 | | 82 | | 0 |
| ожд. 1.6 : 2.4 : 0.0 . . | 25.2 | | 47.8 | | 0.0 |
| Всего найдено . . . | 66 | | 94 | | 0 |
| Всего ожидалось . . | 68.2 | | 91.8 | | 0.0 |

и свободными от оперения 1 и 2 пальцами, во всех этих отношениях приближаясь к лохмоности кохинхин. В стандарте фаверолей значится, что они не должны быть слишком лохмоными, и повидимому благодаря этому многие из них оказываются гетерозиготными по лохмоности, по крайней мере при скрещивании с голоногими многие дают высокий процент голоногих форм. К сожалению генетического дальнейшего анализа таких голоногих форм еще не удалось провести, но некоторые косвенные соображения позволяют думать, что эти голоногие формы действительно генотипно голоногие, а их родители действительно гетерозиготны.

В нашем распоряжении имеются три курицы, происходящие от скрещивания голоногих форм с фаверолями. Голоножность этих вторых родителей тоже не могла быть проверена дальнейшими их скрещиваниями, но получен-

*) О значении этих категорий см. ниже, стр. 54.

ные от них упомянутые три курицы, 668, 1023, 2437, ведут себя как подлинные гетерозиготы по доминантной лохмоности. От скрещивания с заведомыми голоногими формами (sus₀), английскими бойцовыми, орпингтон-орловцем № 2015 (см. табл. 17, фиг. 1), со своей матерью и сестрой он дал 39 совершенно голоногих цыплят), эти три гибридные курицы дали 44 голоногих и 42 лохмоногих цыпленка, что чрезвычайно походит на отношение 1 : 1, которое и ожидалось (см. таблицу III).

Четыре других гетерозиготных курицы, две чистые фавероли и две их дочери, полученные от скрещивания с орловцем, были скрещены с suso-гетерозиготами, орловцами 57 и 3246. Здесь в потомстве ожидалось 50% suso-гетерозиготов и 50% гетерозиготов по фаверолевой лохмоности, в свободных сочетаниях. Принимая в расчет, что среди suso-гетерозиготов 40% проявят слабую лохмоность, надо было ожидать в потомстве этих скрещиваний отношение 1,6 голоногих к 2,4 лохмоногим, или рассчитывая на 61 полученного цыпленка всего 25,2 голоногих и 37,8 лохмоногих. Получено 21 голоногих и 42 лохмоногих, что отлично согласуется с ожиданием.

Павловско-фаверолевое скрещивание.

Пользуясь тем представлением о павловской лохмоности и доминантной фаверолевой лохмоности, которое нам удалось составить на основании изложенных фактов, мы попробуем разобраться в трудной картине павловско-фаверолевого скрещивания.

Для опыта был взят тот же павловский петух № 157, который участвовал и в прежде описанных скрещиваниях (табл. 12, фиг. 1). Курица фавероль была по внешности типичным представителем породы. От скрещивания было получено 30 цыплят. В отличие от прежде упоминавшихся скрещиваний, павловско-индобойцового, павловско-орловского и павловско-минорского, здесь все потомство получилось лохмоногим. Однако, развитие лохмоности варьировалось очень сильно. 6 цыплят были опущены сильно, наподобие фаверолей; 12 напротив были опущены очень слабо, типа 1.002 курицы, и т. п. Павловской лохмоности ни у одного цыпленка не оказалось, и характерной черты павловского опущения ног — опущение внутренней стороны цевок — ни разу не отмечено.

Отсюда нужно принять для фаверолей строение suso-susta, или, обозначая suso, как тормоз лохмоности, через Т, а доминантную лохмоность susta, как Л, формула фаверолей ТТЛЛ. Если бы фавероль была ТтЛЛ, то при скрещивании с ттл (павловцем) возникли бы тт-формы с павловской лохмоностью. Если бы фавероль была ТТЛл, то в небольшом числе возникли бы голоногие Ттлл-формы. Среди 30 цыплят их ожидалось бы около 6, но голоногих ни одного не возникло, так что формула фавероли № 182 была, очень вероятно, именно ТТЛЛ.

Возникшие гибриды имели, таким образом, формулу ТтЛл и теоретическое предсказание для второго поколения будет таково:

| | | | | |
|-----|--------|--------------|--------------|--------------|
| Р: | ТТЛЛ | × | ТТЛЛ | |
| Р.: | | ТтЛл | | |
| | Гаметы | ТЛ | Тл | тЛ |
| | ТЛ | ТТЛЛ (1) | ТТЛл (2) | ТтЛЛ (3) |
| | Тл | ТТЛл (5) | ТТлл (6) | ТтЛл (7) |
| | тЛ | ТтЛЛ (9) | ТтЛл (10) | ттЛЛ (11) |
| | тл | ТтЛл (13) | Ттлл (14) | ттЛл (15) |
| | | | | ттлл (16) |

Зиготы

На основании этой таблицы можно сделать такое предсказание о распределении во втором поколении голоногих и разных типов лохмоногих цыплят:

| Описано зигот. | Голоногие. | Павловский тип и более сильный. | Фаверолевый тип и слабо-лохм. |
|---|------------|---------------------------------|-------------------------------|
| Комбинации гамет (зиготы) №№ 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10 и 13, повторяя по генотипу фаверолей (№ 1) и F ₁ поколение, дадут только фаверолевый или слабо-фаверолевый (при Лл) тип лохмоности, всего частей. | — | — | 9 |
| Комбинации №№ 8 и 14, гетерозиготные по Тт дадут в 40% слабую лохмоность (тип 1002 и пр.), и в 60% будут совершенно голоногими; итого. | 1,2 | — | 0,8 |
| Комбинация № 6—даст чисто голоногий тип. | 1 | — | — |
| Комбинация № 16—даст чисто павловский тип. | — | 1 | — |
| Комбинации №№ 11, 12 и 15, сочетая павловскую лохмоность (тт) с элементами доминантной лохмоности (ЛЛ и Лл), дадут или павловский тип или еще более сильный. . | — | 3 | — |
| Итого | 2,2 | 4 | 9,8 |

Итого во втором поколении ожидается 2,2 голоногих; 9,8 не-павловских лохмоногих; 4 павловских лохмоногих или даже сильнее.

Петух № 2044 (см. табл. 15, фиг. 1), скрещенный с тремя своими сестрами, 2046 (см. табл. 15, фиг. 2), 2313 и 2308, дал такое потомство:

| Серия: | Голоногие. | | Слабо-лохмон. | | Павлов.-лохмон. | |
|-----------|------------|-------|---------------|-------|-----------------|-------|
| | Найдено. | Ожид. | Найдено. | Ожид. | Найдено. | Ожид. |
| 2044.2046 | 8 | 7,6 | 38 | 23,6 | 19 | 13,8 |
| 2044.2378 | 4 | 4,1 | 15 | 18,4 | 11 | 7,5 |
| 2044.2313 | 10 | 5,5 | 20 | 24,5 | 10 | 10 |
| | 22 | 17,2 | 63 | 76,5 | 40 | 31,3 |

Полученные результаты довольно удовлетворительны, в общем итоге соответствуют ожиданиям. Однако, вглядываясь в отдельные скрещивания, можно заподозрить их неоднотипность. Первые два характеризуются строгим совпадением голоногих форм, наблюдаемых с ожидаемыми, но зато сильным избытком форм с павловской лохмоностью за счет других, более слабых типов лохмоности. Наоборот, последнее скрещивание характеризуется избытком голоногих форм, но прекрасным совпадением наблюдаемых и ожидаемых цыплят с павловской лохмоностью.

Конечно, разбивая материал по отдельным скрещиваниям, мы делаем его мало устойчивым против случайности. Но если выделить первые две серии, то окажется следующее распределение ожидаемых и наблюдаемых цыплят:

2044.2046, 2378 1300 11,7 43 52,0 10 21,3

Распределение приобретает такой характер, как будто процентов двадцать цыплят категории не-павловской лохмоности перескочило в категорию павловских.

Таковыми, например, могли бы оказаться возникающие здесь впервые цыплята генотипа ТтЛЛ, ожидаемые в числе около 11. Предположить это можно потому, что все или почти все, возникшие в 1, не-павловско-лохмоногие цыплята, в общем отличались слабой лохмоностью, сходной с гетерозиготным типом.

С другой стороны, распределение опущения ног в серии 2044, 2313 слишком отличается от теоретически ожидаемого в сторону обилия голоногих форм. Если это не случайно то возможно, что 2313 курица может-быть имеет генотип формулу не ТтЛл, а Ттлл. При рождении она была

описана имеющей «на цевках ряд пушинок», т.е. типа 1002 курицы. Заметных признаков наличия *susta*-гена она не несла. В этом случае ожидаемое распределение для нее будет 2,2 голоногих; 3,8 не-павловско-лохмоногих; 2 павловско-лохмоногих. Наблюдаемое распределение 10 : 20 : 10 близко соответствует ожиданию (11 : 19 : 10).

Дальнейшие исследования этой семьи должны будут выяснить, насколько справедливы сделанные предположения. Во всяком случае, повторяем, что павловско-фавероловое скрещивание в общем удовлетворительно отвечает гипотезе, что формула фаверолой — ТТЛЛ или нередко ТТЛл.

Наследование лохмоногости в орловском гнезде.

Согласно требованиям стандарта орловской породы, она должна быть голоногой. Однако, орловцы, с которыми работала станция, добытые частью в Московской, частью в Тульской губернии, представляющие разрозненные остатки почти погибшей в последние годы породы, не все вполне удовлетворяли этому требованию. Наш петух № 57 и курица № 632 обладали слабой лохмоногиестью типа 1002 курицы (курица № 632 была приобретена пожилой с больными ногами и характер ее слабой лохмоногости был неясен).

Повидимому, однако, лохмоногость обеих этих птиц была различной природы, так как если бы оба орловца были *suso*-гетерозиготами, то при скрещивании их друг с другом можно было бы ожидать появления павловской лохмоногости в количестве 25%. Из 8 цыплят, полученных от этого скрещивания, ни одного с павловской лохмоногиестью не возникло, хотя возникло 5 слабо-лохмоногих цыплят. К этому вопросу вернемся ниже.

При скрещивании орловского петуха 57 с индобо-йцовой курицей, которая перед этим была скрещена с павловским петухом и показала, что она *suso*-гомозигот (ТТ), получено 16 цыплят, из которых 12 голоногих и 4 лохмоногих, все — слабо. Из числа этих цыплят один петух (2302) слабо-лохмоногий был впоследствии скрещен со своими четырьмя голоногими сестрами (33, 2301, 2303, 2306) и дал 77 голоногих и 29 лохмоногих (слабо) цыплят.

Таким образом, получилась картина какой-то слабой лохмоногости доминантного типа, дающей вместо отношения 1 : 1 отношение 1 : 0,4.

Когда однако была выяснена природа лохмоногости «типа 1002», то возникла мысль, что и данная лохмоногость является отражением *suso*-гетерозиготности орловского петуха. Тогда он был скрещен с одной из своих слабо-лохмоногих дочерей (% 2717) и действительно дал цыпленка с типичной павловской лохмоногиестью, правда, лишь одного среди 15 цыплят. Для проверки эта курица (№ 2717) была дана заведомому *suso*-гетерозиготу, павловско-фавероловому гибриду, и дала с ним тоже цыпленка *asuso*.

Таким образом, выяснилось, что слабая, порочащая стандарт лохмоногость орловского петуха вызвана действительно скрытым *asuso*-геном. Трое из его слабо-лохмоногих детей, петух № 3246 и куры 2977 и 3317, были также подвергнуты проверке на *asuso*-ген. Петух 3246 был скрещен с павловско-лохмоногой курицей № 2310 (см. табл. 9, фиг. 1) и дал 1 голоногую, 2 слабо-лохмоногих цыплят и 3 с типичной павловской лохмоногиестью.

Курица (его сестра) № 2977 была скрещена с братом по отцу, орловско-индобо-йцовым петухом 2302, и дала 8 голоногих, 8 слабо-лохмоногих и 6 с павловской лохмоногиестью, чем доказала, что оба они действительно *suso*-гетерозиготы.

Однако, третья сестра № 3317 с петухом, только-что упомянутым *suso*-гетерозиготом 2302, дала 22 цыплят, из которых 14 были лохмоногими; но ни одного среди них с павловской лохмоногиестью не оказалось. Эта курица таким образом повторила свойство матери: при скрещивании с *suso*-гетерозиготами давать избыток слабо-лохмоногих цыплят, но не давать павловской лохмоногости.

Если суммировать оба таких скрещивания, 57, 632 и 2302, 3317, то получим в потомстве 11 голоногих, 19 сла-

бо-лохмоногих и 0 павловских. Так как петухи здесь, как было показано, *suso*-гетерозиготы, то непоявление *asuso*-форм надо объяснить тем, что куры здесь *suso*-гомозиготы, и их лохмоногость, следовательно, не рецессивного,

Таблица IV.

Анализ лохмоногости в орловском и орловско-индобо-йцовом гнезде.

| РОДИТЕЛИ. | | ПОТОМСТВО. | | | | |
|-------------|--------------------------------------|-----------------|-----------------|---------------------|------------------|------------------|
| | T = <i>suso</i> , L = <i>susta</i> . | Голоно- гие. | Слабо- лохм. | Бесконц. пучков. | С конц. пучк. | Павлов. лохм. |
| 57 . 15 | Ттлл. ТТлл | 12 | 4 | | | |
| | Ожид. | 12,8 | 3,2 | | | |
| 57 . 632 | Ттлл. ТТЛл | 3 | 5 | | | |
| 2302 . 3317 | | 8 | 14 | | | |
| | Найдено . . | 11 | 19 | | | |
| | 4 : 6 ожид. . | 12,0 | 18,0 | | | |
| 2302 . 33 | Ттлл. ТТлл | 19 | 1 | | | |
| 2302 . 2301 | | 27 | 2 | | | |
| 2302 . 2303 | | 45 | 13 | | | |
| 2302 . 2707 | | 4 | 1 | | | |
| | Найдено . . | 65 | 20 | | | |
| | Ожидалось . | 68,0 | 17,0 | | | |
| 2302 . 2717 | Ттлл. Ттлл. | 5 | 5 | | | 1 |
| 2302 . 2977 | | 8 | 8 | | | 6 |
| 2302 . 2306 | | 16 | 10 | | | 0 |
| | Найдено . . | 33 | 23 | | | 7 |
| | Ожидалось . | 34,7 | 12,6 | | | 15,7 |
| 2346 . 2310 | Ттлл. ттлл. | 1 | 2 | | | 3 |
| | Ожидалось . | 1,8 | 1,2 | | | 3,0 |
| 2044 . 33 | Ттлл. ттлл | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2044 . 2301 | Ттлл. ТТлл | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 2044 . 2303 | Ттлл. Ттлл | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| 2044 . 2306 | Ттлл. Ттлл | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 2044 . 2707 | Ттлл. Ттлл | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2044 . 2717 | Ттлл. Ттлл. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Найдено . . | 14 | 2 | 6 | 0 | 2 |
| | Ожидалось . | 9,1 | 13,9 | | | 1 |
| | Всего найдено . | 136 | 76 | | | 12 |
| | Всего ожидалось | 138,4 | 65,9 | | | 19,7 |

а доминантного свойства. Иными словами, перед нами скрещивание типа Ттлл, ТТлл. Отсюда, принимая, что 40% *suso*-гетерозигот будут слабо-лохмоногими, надо ожидать 12 голоногих и 18 слабо-лохмоногих. Получено 11 и 19, что совпадает с ожиданиями.

Таким образом, наследование слабой лохмоногости в семье орловских и индо-орловских кур нам представляется ясным. Несколько неожиданным явился лишь

один павловско-лохмоногий цыпленок в потомстве 2306 курицы при скрещивании ее с *suso*-гетерозиготом 2044. Если это не ошибка, то в потомстве этой курицы от *suso*-гетерозиготов петухов в общей сложности получилось 28 *suso*-форм и 1 *asuso*, что сильно уклоняется от ожидаемого 3:1, так что эта курица подлежит проверке.

В таблице IV сведены относящиеся к этой семье данные. Мы остановились на них подробно для того, чтобы показать, как может подойти генетика к вопросу о выяснении и устранении признаков, порочащих стандарт. Идя обычным путем отбора, мы почти бессильны освободить нашу линию от наследственной «инфекции» *asuso*-геном, если он случайно будет внесен в наш птичник. Отбирая даже идеально голоногих птиц, мы все же всегда будем оставлять и те 60% *suso*-гетерозиготов, которые не проявляют своей скрытой лохмоности сами, но дадут в потомстве, даже при скрещивании с безукоризненной птицей, около 20% слабо-лохмоногих, а иногда и небольшое количество сильно-лохмоногих форм.

Генетический анализ однако сейчас же уличает скрытых *asuso* и указывает, каких именно птиц надо оставить на племя, если мы желаем изгнать *asuso*-ген из нашего птичника.

Лохмоность в семье бентамок.

В течение долгого времени нас приводило в полное недоумение наследование лохмоности в семье ситцевых бентамок. Нами были приобретены 2 ситцевые (фарфоровые) бентамки из остатков птичника А. С. Хомякова, в Тульской губ. Одна из курочек была совершенно голоногой (№ 645), другая с довольно сильной лохмоностью, впоследствии при ближайшем рассмотрении оказавшейся слабо-павловского типа со следами опушения совнутри плюсны, но с сильными перьями на внешней стороне и внешнем пальце.

Первый год с ними был скрещен бентамский петушок № 613, со следами лохмоности. Лохмоногая курочка дала 4 голоногих и 21 лохмоногого, т.-е. отношение близкое к 3:1, как бы с доминантной лохмоностью. Голоногая же курочка дала, наоборот, 16 голоногих и 6 лохмоногих, отношение тоже близкое к 3:1, но как бы с рецессивной лохмоностью. Лохмоность петушка была столь слабой, что было неясно, каким его считать.

На другой год этот петушок был заменен другим, гораздо более сильно лохмоногим. С ним лохмоногая курочка 644 дала практически тот же результат: 26 лохмоногих и 5 голоногих, немного не 3:1. Наоборот голоногая курочка решительно изменила поведение и дала почти поровну — 27 голоногих и 32 лохмоногих.

В дальнейшем обе эти курочки скрещивались с различными петухами и давали опять различные отношения, как сопоставлено в прилагаемой таблице. Упоминающийся в ней № 2328 есть петушок с павловской (*asuso*) лохмоностью, № 2884 *suso*-гетерозигот, а 2978 петух гетерозиготный по доминантной лохмоности (*susta*). Самым загадочным оказалось скрещивание голоногой курочки 645 с совершенно голоногим же петухом 615, в результате которого снова половина цыплят оказалась слабо-лохмоногими, как и при скрещивании с довольно сильно-лохмоногим 618.

В настоящее время загадочная картина этих скрещиваний выяснилась. Скрещивание 645 голоногой курочки с 2884 *suso*-гетерозиготом дало в потомстве несколько типичных павловско-лохмоногих цыплят, что и показало *suso*-гетерозиготность и самой 645 курочки. Очевидно она принадлежит как раз к тем 60% *suso*-гетерозиготам, которые совершенно по внешности не обнаруживают своей гетерозиготности. Напротив, скрещивание 644 курицы с *asuso*-петухом 2328 показало, что и она *asuso*. Но то, что ее лохмоность все же резко отличается от павловской сильным оперением пальцев и притом лишь внешних, показывает, что она несет и доминантную лохмоность, вероятно *susta*-ген. Так как у нее в разных скрещиваниях систематически возникают голоногие потомки, то она очевидно имеет формулу *тТлЛ*, т.-е. *susta*-гетеро-

зиготна. Задавшись такими формулами и дав первоначальному петушку в соответствии со следами оперения формулу типа «1002 курицы», т.-е. *ТтлЛ*, мы получаем объяснение всех казавшихся совершенно загадочными скрещиваний. В большинстве случаев ожидания вполне совпадают с предсказаниями. Невязка имеется лишь в скрещивании 615, 645, где получилось 5 лохмоногих против ожидавшихся 1,4. Однако, здесь имеется интересный случай. В числе слабо-лохмоногих цыплят была курочка, у которой при рождении одна нога была слабо опушена, а другая голая. С возрастом опушение исчезло (курица № 1202). При дальнейшем скрещивании с *asuso*-петухом 2328 она дала 41 цыпленка и среди них ни одного *asuso*. 20 были совершенно голоноги, а 12 со следами лохмоности. Очевидно, что эта курица генетически была совершенно голоногой, иными словами, имела формулу *ТТлЛ*. (С петухом *тТлЛ*, каков 2328, она должна была дать 24,6 голоногих и 16,4 слабо-лохмоногих, а дала даже 29 совершенно голоногих). Здесь, следовательно, мы встречаемся впервые с очевидным случаем фенотипной лохмоности, правда, несимметричной и временной, но тем не менее заставившей отнести эту курочку при первом описании в категорию слабо-лохмоногих. Чем вызвана такая лохмоность — мы не знаем, но с возможностью ее мы должны считаться при менделистических расчетах.

Таблица V.

Лохмоность фарфоровых бентамок.

| | | Найдено. | | Ожидалось. | |
|----------|-------------------|----------|-------|------------|------------|
| | | Гол. | Лохм. | Гол. | Лохм. |
| 613.644 | <i>ТтлЛ. тТлЛ</i> | 4 | 21 | 3,8 | 21,2 |
| 613.645 | <i>ТтлЛ. ТтлЛ</i> | 16 | 6 | 12,1 | 9,9 |
| 618.644 | <i>ТТлЛ. тТлЛ</i> | 5 | 26 | 4,7 | 26,3 |
| 618.645 | <i>ТТлЛ. ТтлЛ</i> | 27 | 32 | 23,6 | 35,4 |
| 2328.644 | <i>тТлЛ. тТлЛ</i> | 0 | 16 | 0 | 16,0 |
| 615.645 | <i>ТТлЛ. ТтлЛ</i> | 2(3) | 5(4) | 5,6 | 1,4 |
| 2884.645 | <i>ТтлЛ. ТтлЛ</i> | 11 | 7 | 9,9 | 8,1 |
| 2978.644 | <i>ТТлЛ. тТлЛ</i> | 6 | 17 | 3,5 | 19,5 |
| 2978.645 | <i>ТТлЛ. ТтлЛ</i> | 2 | 4 | 2,4 | 3,6 |
| | | 73 | 134 | 65,6 | 141,4 ±4,6 |

Лохмоность в потомстве петуха № 612.

Мы рассмотрели случаи наследования лохмоности, объясняемые менделированием *suso* и *susta*-генов как в отдельности, так и одновременно. Все эти случаи в общем вполне удовлетворительно укладываются в принятые для них схемы. Однако, несомненно, что принятие только двух генов оказывается недостаточным для объяснения нескольких случаев наследования лохмоности, о которых мы скажем теперь.

В 1920 году нами начато было исследование петуха, купленного в Туле под именем орловского. Петух этот, однако, оказался гетерозиготным по всем признакам орловской породы (оба гена гребня, окраска, баки) и при этом оказался слабо-лохмоногим. Лохмоность его была, впрочем, настолько слабой, что была замечена только после линьки, когда он оделся свежим пером и отрастил несколько небольших перышек на цевках.

Этот петух был скрещен с несколькими голоногими курами: двумя виандоттами (622 и 663), лангшанами (628, 629, 649, 1017) и плимутроком 650. В общей сложности он дал 120 цыплят, из которых, к удивлению, только 36 были голоногими, а 84 развили слабую или даже сравнительно сильную внешнюю лохмоность.

Судя по ничтожным следам лохмоности петуха, ему можно дать только формулу или Ттлл или ТТлЛ. Но тогда лохмоных потомков должно было возникнуть или 50%, или 20%, а никак не 70%. Даже если дать петуху формулу ТтлЛ, то и тогда голоногих должно было бы получиться 48. Между тем, их возникло только 36, и разницу 48 — 36 отнести за счет случайности нельзя. Можно было бы допустить, что часть кур, скрещенных с ним, несмотря на голоногую внешность, являются *suso*-гетерозиготами из числа не проявивших своего скрытого *asuso*-гена. Но это совершенно неправдоподобно, не только потому, что все куры принадлежали к числу чистопородных, но главное потому, что среди обширного потомства должны были бы проскочить *asuso*-формы, которых, однако, не проскочило.

Остаются два возможных объяснения этого явления. Возможно, что часть лохмоных форм лохмоного лишь фенотипно, подобно упоминавшейся ранее 120½ курице. Некоторым основанием для такого предположения служит дальнейшее скрещивание одной из лохмоных дочерей 612 петуха (курица № 1199).

Она родилась со «слабой лохмоностью», но несколько даже превышавшей тип 1002 курицы. Впоследствии она была скрещена с плимутрэк-орловским петухом № 2344 (см. табл. 8, фиг. 1), *suso*-гетерозиготом, как показали его другие скрещивания. С ним она дала 27 цыплят, из которых только 3 несли слабую лохмоность, а 24 были совершенно голоногими. Неси эта курица скрытый *asuso*, она дала бы 25% *asuso*-цыплят, в числе 7 — 8 штук. Будь она *susta*, или неси еще какой-либо ген доминантной лохмоности, в потомстве ее должно было бы возникнуть не менее 50% слабо-лохмоных форм. Ни одна гипотеза явно не подходит.

Однако, предположить, что весь сильный избыток лохмоных форм падает на «фенотипную лохмоность», мы не имеем достаточных оснований. Вероятнее кажется нам предположение, что петух 612, несмотря на слабость своей лохмоности, нес еще какой-либо второй ген доминантной лохмоности, так что скрещивание его с голоногими курами шло по схеме:

$$ТТлЛЛ^1 \times ТТлл^1Л^1$$

и должно было дать 75% слабо-лохмоных и 25 голоногих, что приблизительно и реализовалось.

Впрочем, и это толкование встречается с затруднениями. Помимо перечисленных голоногих кур, петух 612 был скрещен с орловской 632, несшей, как мы видели выше, слабую доминантную лохмоность. Скрещивание с ней по схеме $ТТлЛЛ^1 \times ТТлл^1Л^1$ должно было бы дать $\frac{7}{8}$ лохмоных, но среди 22 цыплят их оказалось лишь 14. Таким образом, этот случай оказывается пока не поддающимся толкованию. Некоторое объяснение его можно почерпнуть, впрочем, из рассмотрения следующего случая с брама-виандоттами.

Лохмоность брама-виандоттов.

Последним случаем, на котором мы остановимся, явится скрещивание светлых брама с куропатчатыми виандоттами. В качестве родителей в этом скрещивании фигурировал петух светлый брама 606 и курица виандотт 663, первый с сильной внешней лохмоностью (внутренняя поверхность плюсны у него впрочем осталась неисследованной). Курица голоногая, давшая с голоногим гуданом 5 голоногих, с *suso*-гетерозиготом 2018 — 10 цыплят, 6 голоногих и 4 слабо-лохмоных, в соответствии с ожиданием.

Полученные от этого (606, 663) скрещивания гибриды F_2 были все сильно лохмоны исключительно внешней лохмоностью по плюсне и внешнему пальцу. Средний палец в начале совсем или почти совсем голый, а на конце, на латеральной стороне, нес своеобразные — «концевые пучки». Этими концевыми пучками гибриды брама-виандотты отличались резко от многих других лохмоных форм или имевших средний палец голым на всем протяжении или опущенным более равномерно по всей длине. Ноги двух таких гибридов изображены на табл. 18, фиг. 4 и 5.

Второе поколение гибридов и обратные скрещивания показали, что эта лохмоность имеет сложную генетическую природу, и во всяком случае в ней участвует не менее двух генов. F_2 , полученное от брата и сестры, 1210 и 1223, среди 12 цыплят не дало ни одного голоножного. 10 имело в общем такие же концевые пучки, 2 не несло их. Некоторые из первой категории несли очень обширные концевые пучки, распространявшиеся почти по всему пальцу и переходившие уже в гомозиготный тип.

Обратное скрещивание курицы 1223 с проверенно-голоногим петухом 3303 дало также избыток лохмоных: всего лохмоных получено 10, голоногих — 4. Среди лохмоных 1 с очень слабой лохмоностью, 5 с типичными концевыми пучками. Если бы здесь было моногибридное скрещивание, то в потомстве 1223 курицы надо было бы ожидать 16 ± 2.5 лохмоных на 10 ± 2.5 голоножных, а получено 22 лохмоных и лишь 4 голоножных.

Петух 1210 также был скрещен с голоногими курами-виандотт и дал 23 голоногих на 78 лохмоных, т.-е. почти точное отношение 1 : 3, при моногибридной гипотезе ожидалось бы тех и других по 505 ± 7.8 , т.-е. наблюдаемое отклонение (± 27.5) в 6,5 раз более среднего квадратического. Здесь, таким образом, снова намечается участие двух генов лохмоности (см. табл. VI).

Проще всего было бы представить себе, что здесь участвуют те же *suso* и *susta*, т.-е., что брама суть *asuso*, *susta*, виандотты *suso*, *asusta*, а брама-виандотты *suso-susta* — гетерозиготы, подобно павловско-фаверолям. Однако, такое объяснение пока использовано быть не может. Как упомянуто, во втором поколении брама-виандоттов *asuso*-форм с павловской лохмоностью еще не получено, тогда как в павловско-фаверолево-м скрещивании их возникло около 30%.

Точно также и результаты обратного скрещивания плохо согласуются с таким предположением. При скрещивании по схеме $ТтлЛ \times Ттлл$ ожидается 0,8 голоногих и 1,2 лохмоных (если *suso*-гетерозиготы проявляют лохмоность в 40%). По такой схеме при скрещивании гибридов F_1 с голоногими должно было бы возникнуть среди 115 цыплят 46 голоногих и 69 лохмоных, тогда как возникло 27 и 86.

Приходится признать, что собранные до сего времени материалы по семье брамс-виандоттов не укладываются в схему менделирования двух генов, *suso* и *susta*. *Suso*-ген, вероятно, в этом скрещивании не принимал участия и второй ген, принимающий здесь участие, можно предва-рительно обозначить, как 7474 (*susu*).

Гены *susu* и *susta* мы еще не умеем различать с достаточной определенностью. Однако, среди доминантных лохмоностей, повидимому, намечаются и два внешне-различимых типа. Один из них, который мы приурочиваем к *susu*-гену, обозначается нами как «лохмоность с концевыми пучками на средних пальцах». При этом типе, особенно ясно возникающем в скрещиваниях брама-виандоттов как друг с другом, так и с другими, опущенными оказываются внешняя сторона плюсны, внешний палец до середины или до конца; средний же палец бывает опущен преимущественно на конце, при чем здесь развиваются пушинки не на «спинке» пальца, т.-е. его верхней, тыльной поверхности, а на латеральной, внешней, большей частью образуя здесь изолированный «концевой пучок».

При лохмоности, приурочиваемой нами к *susta*-гену, средний палец оказывается или вовсе голым или опущенным по спинке, а не латерально, и притом гуще не к концу, а к началу.

Такую лохмоность обычно мы наблюдаем у фаверолей. Внешний палец при этом чаще всего оказывается или нормальным или слабо-укороченным. Наоборот, при лохмоности с концевыми пучками часто (хотя впрочем не у брама-виандоттов, а в других линиях) внешние пальцы оказываются сильно редуцированными, возникает брахидактилия.

Однако, резкой грани здесь пока провести нельзя, так как концевые пучки наблюдались нами и у фаверолей, а отсутствие их в тех линиях, где концевые пучки

являются характерным типом лохмоности. В виду неясности, таким образом, этого вопроса, требующего дальнейшего исследования, мы сейчас на нем останавливаться не будем. Приведем однако результаты скрещиваний московских и тульских фаверолей, исследованных нами. Тульские при скрещивании с теми же самыми голоногими петухами дали гораздо больший процент «концевых пучков», тогда как московские дают их почти в виде исключения.

Темная фавероль курица № 636, скрещенная с петухом орпингтон-орловцем, дала 10 лохмоногих цыплят, из которых у 5 были ясные концевые пучки. Ее дочь № 1023 с двумя английскими голоногими петухами дала 20 лохмоногих цыплят, среди них 7 с ясными концевыми пучками. Итого обе курицы дали 30 лохмоногих, среди них 12 с концевыми пучками (см. табл. III).

Напротив, московские птицы и их гибриды дали при скрещивании с голоногими 64 лохмоногих цыпленка, среди которых только 2 несли концевые пучки. Важно отметить, что в трех скрещиваниях московские птицы и тульские скрещивались с одними и теми же голоногими петухами, №№ 2015, 1025 и 3303. Итоги этих скрещиваний приведены в таблице III, где лохмоногие цыплята разбиты на категории «слабо-лохмоногих», когда пальцы были совсем или почти совсем голыми, на «лохмоногих без концевых пучков» и на «лохмоногих с концевыми пучками». Надо отметить, что при обратных скрещиваниях как московские, так и тульские птицы вели себя как моногибриды. Первые дали 26 голоногих и 20 слабо-лохмоногих, вторые — 18 голоногих и 20 лохмоногих.

Гены доминантной лохмоности были нами исследованы на взаимоотношения с другими генами при расщеплениях. До сего времени однако не удалось найти признаков сцепления или отталкивания доминантной лохмоности с каким-либо другим геном. Но так как, повторяем, гены доминантной лохмоности остаются нам еще не достаточно ясными и мы не можем быть уверенными в том, что доминантная лохмоность у различных кур вызывается одним

и тем же или, наоборот, различными генами, то мы на этих опытах пока останавливаться не будем.

Таблица VI.

Лохмоность брама-виандоттов.

| | Теоретические отношения при гипотезе двух генов. | Голоногие. | Слабо-лохмон. | Без конц. пучк. | С конц. пучк. | Паловские лохмон. |
|-------------|--|------------|---------------|-----------------|---------------|-------------------|
| 614 . 622 | 1 : 1 : 0 : 0 : 0 | 13 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 614 . 664 | 1 : 1 : 0 : 0 : 0 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| 606 . 663 | 0 : 0 : 0 : 1 : 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 |
| 1210 . 1223 | 1 : 2 : 3 : 10 : 0 1 : 15 : 0 | 0 | 0 | 2 | 10 | 0 |
| 614 . 1223 | 1 : 2 : 2 : 3 : 0 1 : 7 : 0 | 0 | 0 | 4 | 7 | 0 |
| 1210 . 622 | 1 : 1 : 1 : 1 : 0 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 |
| 1210 . 664 | » | 12 | 10 | 10 | 17 | 0 |
| 1210 . 3307 | » | 2 | 2 | 0 | 5 | 0 |
| 1210 . 3451 | » | 3 | 2 | 0 | 12 | 0 |
| 3303 . 1223 | » | 4 | 1 | 4 | 5 | 0 |
| | 1 : 1 : 1 : 1 : 0 1 : 3 : 0 | 27 | 21 | 20 | 45 | 0 |
| | | 27 | | 86 | | 0 |
| 7 . 663 | 1 : 0 : 0 : 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2018 . 663 | 8 : 2 : 0 : 0 | 6 | 4 | 0 | 0 | 0 |

Вопросы генетической топографии курицы

Венцом изучения генетики какого-либо животного и растения в свете современных генетических идей является составление топографического плана хромозом, подобно тому, что мы имеем для мухи дрозофилы в результате громадного труда Т. Г. Моргана и его сотрудников. Согласно взглядам этой группы исследователей, признанным почти всеми генетиками, каждый наследственный признак вызывается наличием в той или иной хромозоме, в том или ином ее месте, специального гена, который и переходит из поколения в поколение в составе той же хромозомы, или ее участка *). Поэтому, изобразив хромозомы в виде линий, можно нанести на эту линию положение отдельных генов, на расстояниях, друг от друга определяемых в условных единицах, отражающих ту силу сцепления, которой связаны рассматриваемые гены. Целый ряд доказательств собран Морганом и его школой в пользу того, что гены располагаются именно в линейном, а не в пространственном положении друг по отношению друга, и что чем ближе гены расположены друг к другу, тем сильнее они сцеплены (эта пропорциональность сохраняется по крайней мере в пределах некоторого участка хромозомы).

В настоящее время «план хромозом» мы имеем лишь для нескольких видов мух дрозофилы; но генетические исследования других животных и растений еще не продвинулись достаточно далеко, чтобы дать материал для более или менее законченного плана, хотя беглые эскизы их и можно уже составить для нескольких объектов (кукуруза, душистый горошек и др.). Что касается курицы, то мы в настоящее время едва приходим к заключению о возможности составления такого плана и в настоящей главе попытаемся суммировать наши современные знания о генетической топографии курицы и о некоторых связанных с нею вопросах.

Стоя на своей точке зрения, Морган выдвигает положение, что для всякого организма все его гены должны распадаться на группы, в пределах которых гены обнаруживают друг с другом сцепления, и что число таких групп должно точно соответствовать числу пар хромозом данного организма.

По отношению к курице мы еще не можем вполне твердо установить, какое именно число групп генов надо ожидать у курицы для того, чтобы точка зрения Моргана получила подтверждение и на курице. Счет хромозом у курицы встретился со столь значительными затруднениями, что до сих пор число хромозом здесь остается еще не твердо установленным. Первая работа Гайера (Guyer, 1909) давала цифру 8 пар, возражавший ему Перл (Pearl, 1914) настаивал на том, что за точность этой цифры поручиться трудно. В письме от IV/1923 проф. Кру (Crew) из Эдинбурга сообщил нам, что по его мнению число пар хромозом вероятно равно 11, а посмертная работа мисс Стивенс и последние исследования П. И. Живаго на Аниковской станции делают еще более вероятным, что число пар хромозом курицы равно 16. Подробное описание гарнитуры хромозом курицы см. в статье П. И. Живаго в настоящем сборнике.

Когда мы приступали к поиску у кур сцепленных групп генов, то в соответствии с имевшимися тогда литературными указаниями ожидали, что должны встретить 8 таких групп. Иными словами, ожидали, что при систематическом обследовании различных попарных сочетаний генов, приблизительно одно из восьми таких сочетаний—даст картину взаимодействия генов (сцепление или отталкивание).

*) Говоря точнее, признак является результатом одновременного действия многих генов, но каждое наследственное изменение признака вызывается изменением в том или другом пункте какой-либо из хромозом.

Однако, до настоящего времени упорные поиски таких сцепленных генов почти не дали результатов, что приводило нас в недоумение. Цитологическая проверка числа хромозом, поставленная П. И. Живаго, открыла наличие группы мелких хромозом и отчасти—хотя еще не окончательно—объяснила подобное явление.

Сказанное относится однако к генам, несцепленным с полом. Группа генов, сцепленных с полом, наоборот, дает картину, во всем сходную с тем, что мы знаем о подобных генах у дрозофилы, и поэтому мы остановимся на ней в первую очередь.

ПЕРВАЯ ИЛИ ПОЛОВАЯ ХРОМОЗОМА.

В половой хромозоме курицы в настоящее время известны следующие гены:

1. Trage-ген. Этот ген, принимающий участие в образовании поперечно-полосатой окраски плимутроков, подвергся изучению в числе первых генов кур (Пирль и Сюрфас, Гудаль, Спильман), и в настоящее время его локализация в половой хромозоме не подлежит сомнению (подробное его описание смотри в главе об окраске кур). В наших опытах никаких отклонений от наследования этого сцепленного с полом гена тоже не встретилось. Значительный материал по такому же скрещиванию наблюдался Завадовским в Аскании-Нова (скрещивание лангшанов с плимутроками) и в Московской губ. (скрещивание минорок с плимутроками). Несмотря на то, что русский материал отделен от американского значительным числом поколений, локализация trage-гена не подверглась изменению.

2. Tuge-ген. Описание этого гена окраски смотри тоже в главе об окраске кур. Исследование его имеет тоже длинную историю. Вначале его сцепленность с полом была установлена Гагедорном на курах ассендельвер в Голландии, затем Давенпортом при совершенно ином проявлении у темных брама, Стертевантом—опять-таки при совершенно ином проявлении у светлых брама, затем исследовалась другими исследователями. Нами этот же ген изучался у павловских и падуанских кур, фаверолей и светлых брама и плимутроков, где при совершенно различном внешнем проявлении обнаружил неизменную сцепленность с полом. Павловские куры, с одной стороны, светлые брама—с другой, и фаверолы—с третьей имеют общих предков несомненно лишь в глубокой древности. Особенно это верно по отношению к брама и павловцам, представляющим поистине противоположные полюсы куриных пород. Различие между ними настолько серьезно, что надо полагать их совершенно различное происхождение от первичных одомашненных кур, и tuge-ген в их формуле является едва ли не единственным общим геном (из числа менделирующих). Таким образом, современных брама и современных павловцев отделяют, мы думаем, не менее 3.000—4.000 поколений друг от друга; вполне возможно, поэтому, что в обоих этих породах tuge возник самостоятельно. Но даже, если и не идти так далеко, то представляется интересным, что местоположение tuge в половой хромозоме сохранилось неизменно на протяжении тысяч поколений. Правда, окончательно вопрос о тождестве места может быть решен только специальными исследованиями, но пока мы не имеем оснований думать о том, что в пределах хромозомы tuge павловцев и tuge брама лежат в разных пунктах. По отношению к tuge павловца и tuge фаверолей мы эти данные уже имеем: наш гибрид павловского петуха с курицей фавероль (см. табл. 15, фиг. 1, № 2044) ведет себя как tuge-гомозигот.

3. Suke-ген. Этот ген, характеризующий медленное, но пышное оперение азиатских пород кур (брама, кохин-

хин, лангшан) и происшедших от них виандотт куро-патчатых, плимутроков подробно описан в статье Л. Н. Сахаровой. Установить его локализацию в половой хромозоме удалось нам в 1910 г. у нас на станции. Эта мутация вероятно имеет более позднее происхождение, судя по тому что suke-ген имел до последнего столетия сравнительно узкое распространение (Индия, Китай), а в других странах повидимому совсем не был известен; пышное оперение некоторых европейских пород (фавероль, орпингтон) введено вероятно недавно.

4. Trufefe-ген. Этот ген наиболее наглядно проявляется в желтых ногах кур (в отсутствии эпистатического гена «белых ног»—trufe). Замена trufefe-гена его рецессивным аллеломорфом, atrufefe-геном, изменяет желтые ноги в зеленые. При наличии trufele такая же замена trufefe на atrufefe изменяет белую окраску ног в голубую, что еще раз иллюстрирует нашу мысль о том, что название генов подобно «ген желтых ног», «ген белых ног»—способно приводить к словесным нелепостям.

Сцепленность trufefe с полом довольно давно подмечена птицеводами при скрещиваниях желтоногих бойцовых кур с зеленоногими петухами и использована в практических советах Райтом. Давенпорт в 1906 г. наблюдал ее при скрещивании зеленоногих петухов «тоза» с желтоногими курами-кохинхинами. Многочисленные случаи этого сцепления наблюдались и нами на Аниковской станции—от желтоногих кур ни разу не возникло зеленоногих петухов, но свободно получают зеленоногие куры, как только отец оказывается зеленоногим. Иными словами, желтоногие куры, даже из чистых пород, всегда оказываются trufefe-гетерозиготами, что соответствует наличию у них единственной X—хромозомы.

Почти несомненно, что trufefe-ген является идентичным с тем геном, который был ранее описан Бэтсоном и Пеннеттом под символом I (Inhibitor) при скрещивании бурых леггорнов с шелковыми курами, обладающими своеобразной черной пигментацией лица, надкостницы, глубоких слоев кожи, брыжжейки и пр., вызываемой trufe-геном. Бурые леггорны имеют желтые ноги, таким образом несут trufefe, и всюду, куда при скрещиваниях попадает trufefe, негрская пигментация оказывается подавленной. Идентичность обоих этих генов тем более вероятна, что и «желтые ноги» образуются из «зеленых» тоже благодаря недоразвитию черной пигментации в коже ног.

5. Fagike, второй усилитель зимней яйценоскости кур, установлен работами Пирля и Сюрфаса у плимутроков (1912) под символом I₂. В последнее время Гудал возражает против локализации fagike в половой хромозоме, но пока, нам думается, без достаточного основания, так как он работал с курами иной породы, у которых мог быть еще один усилитель. Впрочем, установление локализации подобного рода гена связано со столькими

техническими трудностями, что ручаться за полученные до сего времени результаты невозможно.

Эгими четырьмя или пятью генами пока исчерпывается группа генов, сцепленных с полом. Помимо них были указаны, впрочем, еще два. Давенпорт в своем скрещивании 1912 г. темных брама с бурыми леггорнами описал сцепленность с полом гена, вызывающего красные плечи (малые кроющие крыла) у петухов. Он полагал, что «красные плечи» локализованы в половой хромозоме леггорнов. При скрещивании их с курами темных брама, лишенных этого гена, возникают куры и петухи гетерозиготы по «красным плечам», а во втором поколении должно согласно общеизвестной схеме возникнуть: все петухи красноплечие и 50% кур несущих, хотя скрыто, «красные плечи».

При противоположном скрещивании (петух брама, курица леггорн) в первом поколении петухи несут «красные плечи», а куры лишены их, и поэтому во втором поколении только половина петухов несет красные плечи (и половина кур несет их скрыто). В действительности получилось именно так. В первом случае получено 12 петухов, все красноплечие, во втором случае 2 петуха, 1 красноплечий и 1 белоплечий. Однако, полученные цифры, конечно, слишком недостаточны. Решающим обстоятельством оказывается то, что в первом скрещивании среди 12 петухов не оказалось ни одного белоплечего. Но если бы «красные плечи» не были сцепленные с полом, то во втором поколении ожидалось бы 25% белоплечих петухов как в одном, так и в другом случае. Среди 12 петухов ожидалось бы 3 белоплечих, и, следовательно, единственным

доказательством в пользу того, что красные плечи сцеплены с полом, служит отрицательный результат: непоявление 3 белоплечих петухов.

Наши собственные наблюдения по этому вопросу недостаточны. Но если, как изложено в главе об окраске, мы правильно идентифицируем давенпортские «красные плечи» с нашим геном tule, то собранный нами материал отрицает как-будто сцепленность этих генов с полом, ибо в одном случае напр. от «tule»-курицы родилось два петуха, один tule, другой atule. Но наследование красных плеч является повидимому довольно сложным явлением, так как красные плечи в одних случаях проявляются, в других не проявляются по причинам нам еще неясным. Поэтому мы не можем еще притти к окончательному заключению о том, в чем именно и в какой степени прав Давенпорт, тем более, что atule-куры возникали в наших скрещиваниях гораздо чаще, чем atule-петухи.

В работе 1909 г. Гагедорн устанавливает сцепление с полом гена, вызывающего продольную полосатость цыплят. К сожалению, точных цифр из своего опыта он не привел и наоборот указывает на некоторое разнообразие полученных им результатов в различных опытах. В книге Бэтсона («Mendel's principles») приложен



Рис. 27. Цыпленок № 4058. Из F₂ орлов. × плимутрок; тип suke-tuge-trage.

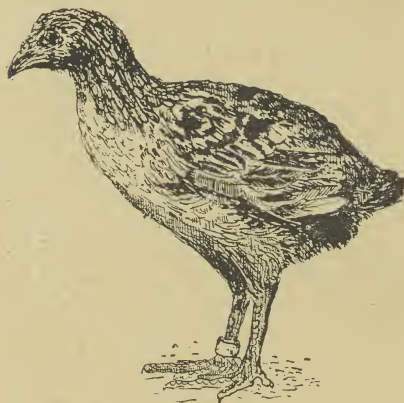


Рис. 28. Цыпленок № 4083. Из F₂ орлов. × плимутрок suke-tuge-atrage.

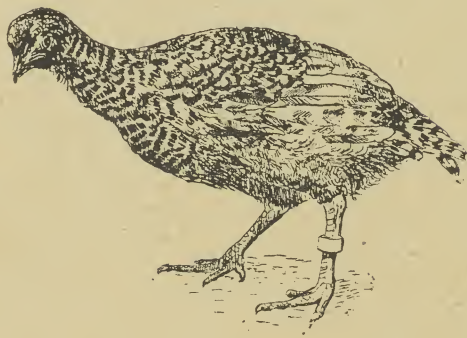


Рис. 29. Цыпленок № 4189. Из F₂ орлов.-плимутрок asuke-atuge-trage.



Рис. 30. Цыпленок № 4035. Из F₂ орловск. × плимутрок suke-atrage (tuge на рис. не заметно).

рис. 11, изображающий продольно-полосатых цыплят с объяснением, значительно разнящимся от объяснения Гагедорна. Паннетт также отрицает сцепление с полом полосатости цыплят. Наши личные опыты показали, что продольная полосатость цыплят может быть вызвана не менее, чем двумя причинами. Доминантная продольная полосатость, вызываемая геном *tine* (см. «Окраску кур») с полом не сцеплена. Повидимому не сцеплена и рецессивная, вызываемая *atrase*-геном в некоторых комбинациях, точнее не исследованных. Но так как Гагедорн говорит о доминантной продольной полосатости, то возникает сомнение, действительно ли такая сцепленность наблюдалась и не вызвана ли она была недостаточным количеством наблюдений.

Стертевант при изучении скрещивания светлых брама с леггорнами получил указания как бы на существование двух *tuge*-подобных генов. Однако, выделить окончательно каждый из них в изолированном виде он не успел, и можно думать, что двойственный характер этого гена получился в результате участия в этом скрещивании нескольких добавочных генов (*trakla*, *trale* и др.).

Наконец, нами в последнее время собраны некоторые наблюдения над существованием в половой хромозоме особого гена пегости, при наличии которого среди массы перьев одного, главного типа встречаются перья, лишенные тех или иных элементов окраски, как об этом подробнее изложено в главе об окраске. Однако с достаточной доказательностью выделить этот ген (отделить его от *trage*) еще не удалось, и о нем можно говорить лишь предварительно.

Взаимное расположение генов в половой хромозоме.

Первым вопросом при выяснении взаимного расположения генов в хромозоме является вопрос об их взаимных расстояниях, а затем о порядке расположения. Согласно Моргану, расстояние определяется той легкостью, с которой гены разрываются друг от друга, или, обратно, силой взаимного сцепления. Эта сила в первом приближении определяется таким образом. Получается гибридная формула $AaBb$, где A и B суть оба исследуемые на сцепление гена, и скрещивается с генотипом $aabb$. При существовании полной независимости между A и B в результате такого скрещивания получается:

25% $AaBb$
25% $Aabb$
25% $aabB$
25% $aabb$

При наличии сцепления между A и B две средние группы ($Aabb$ и $aabB$), в которых A и B встречаются раз'единенно, получают в недостаточном числе, а при полном сцеплении A с B не получают и вовсе, и возникает только 50% $AaBb$ и 50% $aabb$ форм. При существовании отталкивания между A и B , наоборот, реже встречаются группы $AaBb$ и $aabb$, а чаще те группы, в которых A и B раз'единяются. Как сцепление, так и отталкивание являются отражением одной и той же причины, близости генов A и B в хромозоме. Если A и B находятся в одной и той же хромозоме, то они обнаруживают сцепление, если в разных, но гомологичных хромосомах (принадлежащих к одной и той же паре) — то отталкивание. Если при сцеплении признаков A и B средние две группы ($Aabb$ и $aabB$) не возникают вовсе, то расстояние между A и B равно нулю, оба гена находятся в одном и том же пункте; если обе средние категории возникают в 10% случаев (5% $Aabb$ и 5% $aabB$), то расстояние между A и B равно 10 единицам. Если в 20% — то расстояние равно 20 единицам, и так далее. При далеких расстояниях нужно вводить известные поправки, о которых мы здесь не будем говорить. Отметим лишь следующее. Если расстояние гена A от B равно 100 или более, то гены A и B будут казаться совершенно независимыми друг от друга, так же, как два любых гена, расположенных в разных хромосомах.

Взаимное расстояние генов друг от друга определяется таким образом в условных единицах, отражающих силу сцепления генов. Эти условные единицы удобно называть в честь основателя учения о локализации генов Т. Г. Морган — «морганидами», что мы и будем делать в дальнейшем изложении.

Определение взаимного расстояния генов можно производить наблюдая одновременное наследование хотя бы двух генов. По отношению к генам, локализованным в половой хромозоме, нами были произведены опыты определения расстояния таких пар: *tuge* и *trage*, *tuge* и *suke*, *trage*, *suke*, *tuge* и *trufage* и «пегость» окраски, упомянутая выше, наблюдалась нами на нескольких петухах и курах всегда в присутствии *trage*-гена. Поэтому, если эта пегость возникает под влиянием специального гена, то его местоположение вероятно будет недалеко от местоположения *trage*; но пока утверждать это преждевременно.

Что касается перечисленных пар генов, то три пары: *tuge-suke*, *tuge-trufage* и *trage-suke* при скрещивании петухов, гетерозиготных по обоим этим генам с курами, лишенными их, наследуются совершенно или почти совершенно независимо, т.-е. формы $Aabb$ и $aabB$ возникают в сумме в 50% или вроде того. Это служит указанием на то, что исследуемые пары генов расположены довольно далеко друг от друга. Впрочем, вопрос о вычислении «расстояний» между генами кур повидимому столкнется с затруднением в лице возрастных изменений легкости, с которой гены разрываются. По крайней мере данные, полученные нами при исследовании одного и того же петуха в 1922 и 1923 г.г. (на 3 и 4 год жизни), оказались явно различными.

Так, в 1922 г. от петуха № 2344 F_1 орловск. и племутрок (см. табл. 8) гетерозиготного по *suke* и *trage*, при скрещивании с курами *asuke-atrage*, было получено:

| | | |
|--|----|--------|
| <i>suke</i> , <i>trage</i> | 9 | цыплят |
| <i>suke</i> , <i>atrage</i> | 6 | » |
| <i>asuke</i> , <i>trage</i> | 10 | » |
| <i>asuke</i> , <i>atrage</i> | 8 | » |

Разрыв между *suke* и *trage* произошел, таким образом, в 16 случаях из 33, т.-е. в $48 \pm 1\%$. Иными словами, *suke* и *trage* не обнаружили ясного отклонения от независимого наследования.

В 1923 г. сцепление обнаруживалось несколько более ясно. Всего было получено:

| | | |
|--|----|--------|
| <i>suke</i> , <i>trage</i> | 8 | цыплят |
| <i>suke</i> , <i>atrage</i> | 9 | » |
| <i>asuke</i> , <i>trage</i> | 5 | » |
| <i>asuke</i> , <i>atrage</i> | 12 | » |

т.-е. разрыв сцепления (кроссинг-овер) произошел в $41 \pm 1\%$, а по обоим годам $4\% \pm 1\%$.

Более резко сказанное заметно на паре *suke-tuge*. В 1922 г. (условия скрещивания были, впрочем, в этом году неблагоприятны для наблюдения за *tuge*-геном, закрывавшимся *tifa*-геном) было получено:

| | | |
|---------------------------------------|----|--------|
| <i>suke</i> , <i>tuge</i> | 12 | цыплят |
| <i>suke</i> , <i>atuge</i> | 4 | » |
| <i>asuke</i> , <i>tuge</i> | 4 | » |
| <i>asuke</i> , <i>atuge</i> | 4 | » |

—кросс.-овер $41 \pm 6\%$, а в следующем году почти не наблюдалось разрывов, как видно из следующих цифр:

| | | |
|---------------------------------------|----|--------|
| <i>suke</i> , <i>tuge</i> | 9 | цыплят |
| <i>suke</i> , <i>atuge</i> | 1 | » |
| <i>asuke</i> , <i>tuge</i> | 1 | » |
| <i>asuke</i> , <i>atuge</i> | 12 | » |

т.-е. всего $8\% \pm 5\%$.

Конечно, приводимые цифры еще слишком незначительны для более или менее устойчивого определения величины кроссинг-овера. Также не могут еще они служить и твердым доказательством уменьшения этих величин, с возрастом. Однако, суммируя приведенные дан-

ные, получаем для 1922 года 27 кроссинг-оверов на общее число в 60 наблюдений, т.е. $45_0 \pm 7\%$, а в 1923 г. 16 кроссинг-оверов на 57 наблюдений, т.е. $28_1 \pm 0\%$, что дает почти реальное уменьшение для 1925 года. Интересно, что Гексли (Huxly, 1923) ссылается на неопубликованные данные Гальдана, пришедшего к аналогичному заключению при изучении пары tuge-trage-генов.

Наблюдать за менделированием окраски ног еще затруднительнее, так как с уверенностью различать ее можно лишь на сравнительно взрослых цыплятах при отсутствии к тому же некоторых мешающих генов (tifa, tuge, trufe и др.). Среди 12 взрослых кур 7 обнаружили разрыв сцепления между tuge и trufege (1922 г.), что очевидно отражает высокую независимость, т.е. значительное удаление названных генов друг от друга.

Пара suke-trufege остается пока не исследованной.

Напротив, пара tuge-trage обнаружила заметное сцепление друг с другом. Оба эти гена изучались в скрещивании плимутроков с орловцами. Входя в состав половой хромозомы кур плимутрок оба эти гена передались и сыновьям от этого скрещивания. При дальнейшем скрещивании гибридов-петухов с курами, лишенными как tuge, так и trage, оба гена расцепились. К сожалению, приступая к опыту (в 1922 г.), мы имели в виду исследовать сцепление trage и suke, не подозревая о наличии у плимутроков tuge-гена, малозаметного в присутствии trage-гена. Между тем в этом скрещивании принимали участие tifa-ген, в присутствии которого часто tuge-ген не виден, и невозможно определить—присутствует он или нет. Поэтому у значительного числа цыплят о наличии tuge-гена невозможно было судить. Среди оставшегося количества цыплят было однако несколько экземпляров, на которых с несомненностью было видно присутствие tuge-гена при несомненном отсутствии trage. В настоящее время нами поставлены дальнейшие опыты для более точного определения расстояния как между tuge и trage, так и между остальными генами, локализованными в половой хромозоме. Для tuge и trage, к счастью, мы имеем уже значительные числа, полученные Гальданом (Haldane, 1921):

| | |
|-------------------------|----|
| tuge, trage | 30 |
| tuge, atrage | 17 |
| atuge, trage | 10 |
| atuge, atrage | 21 |

что соответствует 34,5% кроссинг-овера.

В нашем материале 1923 г. особенно тщательно установлены категории atrage-tuge и atrage-atuge, в количестве соответственно 4 первых и 8 последних, что соответствует тоже $33,3 \pm 4,6\%$ кроссинг-овера.

Порядок расположения генов в половой хромозоме.

При изучении гибридов орловского петуха с курами плимутрок мы вели наблюдение одновременно за тремя менделировавшими генами, локализованными в половой хромозоме: suke, tuge и trage.

Подобные наблюдения позволяют уже задаваться вопросом о порядке расположения генов друг за другом. По отношению к перечисленным трем генам возможны очевидно такие три априорные расположения:

- I. suke-tuge-trage.
- II. tuge-suke-trage.
- III. tuge-trage-suke.

Иными словами, вопрос может идти о том, который из трех генов находится посередине.

Вопрос этот может быть решен предварительно из рассмотрения взаимных расстояний между генами. Пусть мы имеем три гена А, В, С. Расстояние от А до В назовем ab, расстояние от А до С — ac, а от В до С — bc. Если, например, ac окажется больше ab и больше bc, то это будет означать, что А и С находятся по концам, а В расположено посреди них. Если ab окажется больше ac и больше bc, то по концам расположено А и В, а С между ними, и т. д.

К сожалению, применительно к данному случаю вопрос так легко повидимому не решается, так как расстояние от suke до tuge и от suke до trage приблизительно одинаково, насколько позволяет говорить об этом собранный нами пока материал. При этом оба расстояния близки к 50, т.е. suke значительно удален в сторону от обоих других. Для более точного определения этих расстояний следует ввести в исследование какой-либо ген, расположенный между suke и tuge-trage. Пока же определение взаимного расположения suke, tuge и trage может быть сделано косвенно, на основании следующих соображений.

Прежде всего II из перечисленных выше расположений (с suke посередине) можно откинуть, так как tuge и trage расположены между собой повидимому ближе, чем с suke *). Остается выбор между I и III порядком. Пусть мы имеем I порядок: suke, tuge, trage. Строение гибрида орловца-плимутрок тогда надо представить в таком виде:

Отцовская хромосома:

asuke atuge atrage.

Материнская хромосома:

suke tuge trage.

При образовании гамет таким петухом благодаря кроссинг-оверу могут возникнуть такие типы:

а) кроссинг-овер на участке между suke и tuge:

1-й тип:

suke atuge atrage.

2-й тип:

asuke tuge trage.

б) кроссинг-овер на участке между tuge и trage:

3-й тип:

suke tuge atrage.

4-й тип:

asuke atuge trage.

в) кроссинг-овер одновременно на обоих участках:

5-й тип:

suke atuge trage.

6-й тип:

asuke tuge atrage.

г) без кроссинг-овера:

7-й тип:

suke tuge trage.

8-й тип:

asuke atuge atrage.

Среди этих типов 1 и 2, 3 и 4 будут самыми частыми, а 5 и 6, возникающие лишь в результате одновременного двойного кроссинг-овера, — самыми редкими (7 и 8 типы мы пока не считаем) — см. рис. 31.

Подобными же рассуждениями можно показать, что при расположении III, с trage посередине, самыми редкими типами гамет будут tuge-atrage-suke и atuge-trage-asuke — см. рис. 32.

В результате поставленного на эту тему опыта было получено 39 цыплят, судя по которым гаметы возникали в таких отношениях:

*) По подсчетам всего собранного материала к сентябрю 1924 г. расстояния рассматриваемых генов определяются такими цифрами: suke-tuge $20_0 \pm 6_5$, suke-trage 40 ± 5 , tuge-trage $23_0 \pm 2_2$ или вместе — данными Haldana $32_2 \pm 1_0$. Trage и trufege оказались сцепленными очень сильно. (Примеч в корректуре).

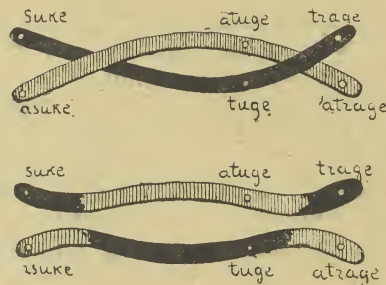


Рис. 31. Схема результатов двойного кроссинг-овера при гипотезе suke-tuge-trage.

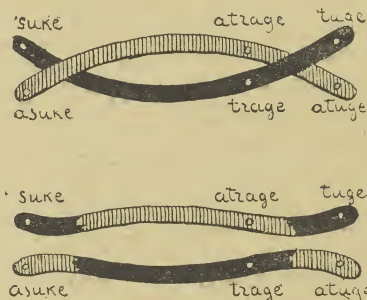


Рис. 32. Схема результатов двойного кроссинг-овера при гипотезе suke-trage-tuge.

| | |
|--------------------------------------|-----------|
| suke-tuge-trage (см. рис. 27.) | 13 раз |
| suke-tuge-atrage (см. рис. 28 и 30.) | 8 раз |
| suke-atuge-trage | 1 раз |
| suke-atuge-atrage | 2 раза *) |
| asuke-tuge-trage | 2 раза *) |
| asuke-tuge-atrage | 1 раз |
| asuke atuge-trage (см. рис. 29.) | 5 раз |
| asuke-atuge-atrage | 7 раз |

Реже всего наблюдалось таким образом (всего дважды) возникновение гамет типа suke-atuge-trage и обратного ему asuke-tuge-atrage, соответствующих типам 5 и 6 из перечисленных выше. Если считать, что эти гаметы оказались редкими благодаря тому, что их возникновение требовало одновременного двойного кроссинг-овера, то редкость их должна служить доказательством именно такого порядка генов: suke-tuge-trage. В противном случае (suke-trage-tuge) получилось бы, что гаметы двойного кроссинг-овера возникали часто (suke-atrage-tuge и asuke-trage-atuge), а гаметы в результате только одного кроссинг-овера возникли лишь дважды (suke-trage-atuge и asuke-atrage-tuge), что было бы менее вероятно.

Таким образом, мы приходим к допущению вероятности такого плана половой хромозомы курицы:

| | | |
|---------------------|-----------------|---------|
| suke. | tuge. | trage |
| Для эмпирического | эмпирическое | trufege |
| расстояния получены | расстояние око- | |
| противоречивые ве- | ло 30 морганий. | |
| личины: 41—8 морга- | | |
| нид; средн. около | | |
| 25—30 м. | | |

Повторяем, однако, что описываемый опыт имеет лишь ориентировочное значение, и точное установление взаимного расположения хотя бы лишь трех перечисленных генов требует несравненно большего материала. Было бы однако крайне желательно привлечь к этого рода работе и других исследователей, так как одному лицу или даже учреждению собрать достаточное количество материала может оказаться затруднительным.

Вопросы топографии аутозом.

Наши сведения относительно топографии неполовых хромозом в высокой степени отрывочны. С первых же шагов работ нашей станции мы начали систематические поиски сцепленных генов. Долгое время наши поиски не приводили ни к каким результатам и одно время нам казалось, что механизм наследования ауто-генов кур совершенно отличен от такового дрозофилы. Как видно из следующей главы о кроссинг-овере при овогенезе, этот механизм повидимому действительно различен, но тем не менее в самое последнее время нам удалось найти группу сцепленных генов и в аутозомах.

Первые указания на сцепление ауто-генов (т.-е. генов, локализованных в ауто-хромосомах) кур мы находим в опытах Давенпорта (1906). При описании скрещиваний минорок с польскими курами и гуданов с леггорнами Давенпорт табулирует расщепления и комбинирование признаков во втором поколении и намечает некоторые отклонения от типичных менделевских формул, как бы намекающие на существование взаимодействия между генами. Такими коррелирующими признаками оказываются: нормальное строение ноздрей, хохол, раздвоенный гре-

бень, строение черепной крыши и белая окраска хохла. Так, простой, нераздвоенный гребень только дважды соединился с мозговой грыжей. Мозговая грыжа ни разу не появилась в отсутствии хохла (при скрещивании леггорнов с гуданами; при скрещивании минорок с польскими курами появилась трижды и в отсутствии хохла). Белые отметины на голове появлялись преимущественно одновременно с хохлом.

Однако, при установлении факта сцепления генов надо строго различать генотипическую корреляцию от корреляции фенотипической. Предположим, что появление больших перьев на голове, как при хохле, способствует проявлению белых отметин, а непоявление таких перьев затрудняет проявление белых отметок. Тогда в случае даже полной независимости генов А и В (хохла и белых отметин) цыплят «хохлатых и с белыми отметинами» и «гладкоголовых без отметин» будет больше, чем «хохлатых без отметин» и «гладкоголовых с отметинами». Произойдет это потому, что в категорию «гладкоголовых без отметин» попадут как все формы aabb, так и часть форм aaBb, т.-е. имеющих ген белых отметин (В), но не проявивших его. Поэтому, когда мы имеем дело с признаками, проявляющимися примерно в одном месте тела (хохол и окраска его), всегда надо иметь в виду возможность корреляции фенотипов (проявлений генов), а не самих генов.

Проверка в данном случае не представляет затруднений. Как известно, корреляция генов характеризуется тем, что может проявляться и в сцеплении и в отталкивании, в зависимости от того, какими родителями исследуемые гены привносятся. Если данный организм получил один из взаимодействующих генов А от одного родителя, а другой ген В от другого родителя, то при образовании этим организмом гамет гены А и В будут отталкиваться. Если же организм получил оба гена А и В от одного родителя, то при образовании гамет гены А и В будут обнаруживать сцепление.

При корреляции фенотипов дело обстоит иначе. Если признак «а» легче проявляется в присутствии признака «b», то от какого родителя эти признаки ни происходили бы, «а» и «b» всегда будут проявлять род сцепления (положительную корреляцию), что и дает возможность отличить при помощи соответствующих экспериментов корреляцию фенотипов от корреляции генов.

После этих замечаний перейдем к рассмотрению явлений взаимодействия генов, не локализованных в половой хромозоме.

ВТОРАЯ ГРУППА ГЕНОВ (gidu группа).

Наиболее эффективное взаимодействие ауто-генов мы встречаем в паре wele-gidu. Wele-ген вызывает раздвоение гребня, начиная с задней его части. Gidu-ген необходим для нормального развития наружных ноздрей. В его отсутствии внешние ноздри принимают своеобразный «ненормальный» вид, который можно было бы признать уродливым, если бы он не напоминал значительно форму ноздрей, свойственную цесаркам и, следовательно, для них нормальную. Это так называемые «высокие» или «открытые», или «полулунные» ноздри, свойственные большинству хохлатых пород (падуанские, павловские, гуданы, польские, султанские и бесхохлые бреды). Носовой отросток межчелюстной кости при этом недоразвивается, как и гребень.

Взаимоотношение wele и gidu состоит в полном отталкивании их. Форма, гомозиготная по gidu, оказывается лишенной wele (гомозиготные нормальные ноздри и правильно-листовидный гребень), а форма, гомозиготная по wele, всегда лишена gidu (рудиментарный гребень).

Каждый ген в отдельности менделирует вполне правильно — особенно gidu-ген. При скрещивании узко ноздрых кур с высоконоздрями первое поколение оказывается или узконоздрым или с несколько широко ноздрями. В исключительных случаях доминирование впрочем оказывается настолько ослабленным, что эти гетерозиготно-нормальные ноздри кажутся похожими на открытые. Однако, никогда в таких случаях

*) В 1923 г., впрочем, эти две категории, характеризующиеся кроссинг-овером на участке от suke до tuge, возникли в числе только двух. К сожалению в этом году только 19 цыплят удалось исследовать относительно всех трех пар генов одновременно, при чем получилось следующее распределение:

| | | | |
|-----------------------------------|--------------------|----------|------|
| без кросс.-овера: | suke-tuge-trage | 5 цыплят | } 11 |
| | asuke-atuge-atrage | 6 » | |
| кр.-овер на 1-м участке: | suke-atuge-atrage | 1 » | } 1 |
| | asuke-tuge-trage | 0 » | |
| кр.-овер на 2-м участке: | suke-tuge-atrage | 4 » | } 7 |
| | asuke-atuge-trage | 3 » | |
| кр.-овер на обоих участ. одновр.: | suke-atuge-trage | 0 » | } 0 |
| | asuke-tuge-atrage | 0 » | |

все-таки не наблюдается своеобразного возвышения в области ноздрей на спинке клюва в виде «домика». Во втором поколении гибридов высокие ноздри с «домиками» отщепляются почти точно в количестве 25%. Давенпортом получено, правда, 33% высоких ноздрей на 108 цыплят, т.-е. 30,5%. В наших скрещиваниях цифры получались такие: в павловско-индобоичовом скрещивании 119 нормальных ноздрей и 46 высоких, т.-е. $27,9 \pm 3,5\%$, в павловско-фавероловом скрещивании 53 и 16 ($23,2 \pm 5,1\%$). Wele, игрековидный гребень, менделирует несколько хуже, так как в гетерозиготном состоянии иногда оказывается почти незаметным, особенно в цыплящем возрасте. Давенпорт показал, что проявление wele зависит, повидимому, от каких-то наследственных добавочных элементов. Так и у нас в павловско-минорском скрещивании отношение 3:1 реализовалось правильно, чем в других.

Мы остановились на этом для того, чтобы указать, что в небольшом % случаев wele-гетерозиготные формы можно отнести ошибочно к awele, благодаря недоразвитию фена, а в других случаях гетерозиготных gidu, благодаря недопроявлению его фена (нормальные ноздри), в категорию agidu-форм. Это важно иметь в виду при обсуждении того, сколько генов принимает участие в подобных расщеплениях. Давенпорт (1906) был склонен разделять ген нормальных ноздрей от гена нормально-развитого гребня. Высокие ноздри сопровождаются недоразвитием гребня, но Давенпорт получил картину как бы не полной корреляции, получив во втором поколении такие категории цыплят:

| | |
|---|----|
| Нормальные ноздри, развитой гребень | 73 |
| Нормальные ноздри, редуцированный гребень | 2 |
| Высокие ноздри, развитой гребень | 6 |
| Высокие ноздри, редуцированный гребень | 27 |

Получилась как бы картина сильного сцепления двух генов, одного для ноздрей и одного для гребня. Однако, мы полагаем, на основании наших наблюдений что мы здесь имеем дело лишь с корреляцией фенов, а не генов, вернее лишь с одним единственным геном, вызывающим как нормальное развитие ноздрей, так и носовых костей, так и гребня. Формы, принятые Давенпортом в качестве «имеющих нормальные ноздри и редуцированный гребень», несомненно имеют лишь фенотипно-нормальные ноздри, представляющие крайнюю вариацию высоких ноздрей в сторону сужения. Наоборот, «высокие ноздри при развитии гребня» или представляют крайнюю флуктуацию гетерозиготных ноздрей в сторону расширения, или имеют гребень, развитый только в задней части. Как те, так и другие формы нами наблюдались не раз, однако до сих пор никому, насколько нам известно, не удалось еще получить расу с нормальными ноздрями и редуцированным гребнем.

Итак, мы приходим к заключению, что gidu проявляется сложным образом, действуя на развитие межчелюстных костей (на их носовой отросток), на форму ноздрей и на степень развития гребня в той его части, которая находится как раз над ноздрями. По совокупности этих признаков можно бывает всегда с полной уверенностью отличить agidu-формы от gidu-форм. При этом оказывается, что все agidu-формы всегда несут wele-ген, и притом во всех поставленных до сего времени скрещиваниях, как Давенпортом, так и нами, эти agidu-формы оказываются гомозиготными по wele. Наоборот, все awele-гомозиготы, т.-е. имеющие правильный гребень, оказываются gidu-гомозиготами. Иными словами, wele и gidu могут быть соединены в одной особи только в гетерозиготном состоянии (WwGg). Мы можем поэтому заключить, что гены W и G находятся в состоянии отталкивания друг с другом, или иными словами W сцеплен с g, а w сцеплен с G. Символически мы представляем это так: (Wg) и (wG). Отсюда ясно, что гомозиготные формы могут быть или (Wg) (Wg), или (wG) (wG).

Абсолютное отталкивание можно толковать различно: 1) можно думать, что в той паре хромозом, в которой располагаются эти гены, кроссинг-овер не происходит,

2) можно думать, что эти гены располагаются столь близко друг к другу, что кроссинг-овер между ними не происходит совсем, 3) что кроссинг-овер хотя и происходит, но так редко, что до сих пор его не пришлось наблюдать. Наконец, можно предположить, что мы имеем дело здесь с одной парой аллеломорфов, а не с двумя.

Последнее объяснение, вообще говоря, самое логичное, так как там, где мы имеем картину моногибридного скрещивания (в F₂ получается отношение 1:2:1), надо прежде всего видеть менделирование только одного гена. Однако, ряд соображений заставляет отвергнуть это объяснение и говорит о псевдо-моногибридности. Допуская одну пару аллеломорфов A и a, приходится приписывать каждому аллеломорфу очень сложное действие, одновременно и рецессивное и доминантное. Раздвоение гребня несомненно доминантный признак, а высокие ноздри столь же несомненно рецессивный признак. Аллеломорф A должен доминантно вызывать нормальные ноздри, но рецессивно — нормальный гребень. Аллеломорф a должен вызывать доминантно раздвоение гребня, но рецессивно — высокие ноздри. Такие случаи хотя и известны кое-где *), но их объяснение всюду несколько сомнительно.

Наиболее вероятным нам кажется толкование данного случая, именно как пары генов (четырех аллеломорфов), попарно сцепленных, как было изложено выше. Разрыв сцепления в таком виде наблюдать крайне трудно. Надо анализировать всех высоконоздрых птиц, в надежде, что среди них встретятся формы, гетерозиготные по wele, т.-е. (Wg) (wg). Или обратно анализировать все нормальные формы, в надежде встретить среди них гетерозиготные по gidu. Такому анализу подвергнуто до настоящего времени очень небольшое число птиц, так что говорить об абсолютном отталкивании пока можно лишь в том смысле, что до сего времени разрыва не наблюдалось.

3. Sunu. Третьим геном из gidu-группы является sunu-ген. Появление его состоит в действии на форму хохла, становящуюся раскидистой. Asunu-формы наоборот имеют хохол «стоячий», сжатый с боков. Насколько нам известно, такой формой хохла располагают только павловские куры, имеющие в то же время и высокие ноздри. Они следовательно agidu-asunu-формы или wele-asunu-формы. При скрещивании павловской породы с целым рядом нормально-ноздрых, даже лишенных хохлов (орловцы, фавероли, индобоичовые, минорки), все гибриды оказались с нормальными ноздрями и раскидистыми хохлами. В гетерозиготном, впрочем, состоянии эти хохлы правильнее характеризовать не раскидистыми, а «зачесанными» назад, как изображено на табл. 15, ф. 4.

Во втором поколении всех павловских скрещиваний gidu и sunu вместо отношения 9:3:3:1 дали моногибридное отношение 3:1. Кроме 2-3 частью сомнительных случаев, все высоко-ноздрые формы второго поколения (agidu-формы) оказались в то же время и asunu-формами; а все gidu-формы оказались и sunu-формами. Форму хохла можно с достоверностью определить только на более или менее взрослых цыплятах. Таких у нас получено уже несколько десятков. Можно было бы поэтому и здесь думать, что мы имеем дело с одной только парой аллеломорфов, из которых один (H) вызывает нормальное развитие ноздрей и раскидистую форму хохла, а другой (h) вызывает высокие ноздри и сжатую форму хохла. Но этому противоречит то, что форм с высокими ноздрями и раскидистым хохлом мы знаем достаточно в лице гуданов, падуанцев, султанских кур и пр. С другой стороны, недавно нами была приобретена изображенная на прилагаемом рисунке беспородная курица с нормальными (гетерозиготными) ноздрями, но с типичным павловским стоячим хохлом, т.-е., судя по внешности, форма wele gidu-asunu, или буквами (Wgs) (wGs), где таким образом в одной хромозоме произошел разрыв между gidu (G) и sunu (S).

*) Доминантные мутации дрозофилы и пр., связанные с рецессивным летальным действием.

Таким образом мы должны прийти к заключению, что в одной паре аутохромозом, которую можно назвать II парой, локализованы три пары аллеломорфов, *wele*, *gidu* и *sunu*, при чем локализованы таким образом: в одной из хромозом расположены *agidu*, *wele* и *asunu*, а в другой хромозоме — *gidu*, *awele*, *sunu*. Располагаются гены очень близко друг к другу (в морганидах) и судя по тому, что наблюдающиеся до сего времени разрывы происходили между *gidu* и *sunu*, а не между *gidu* и *wele* или *awele* и *sunu*, можно думать, что именно *wele* располагается между двумя другими генами.

4. *Sune*. Возможно, что *gidu*-группа включает в себя еще и другие гены. Уже у Давенпорта приведены данные, указывающие как бы на то, что с *wele* коррелирует развитие хохла и нормальной крыши черепа, а с хохлом белые отметины в хохле. Но здесь надо быть очень осторожным, чтобы не принять корреляцию фенов за корреляцию генов.

Во втором поколении скрещивания польских кур с минорками Давенпорт получил такое распределение категорий:

| | | | |
|---------------------------------------|----|------|------|
| Нормальные ноздри и хохол | 33 | ожд. | 39,4 |
| Нормальные ноздри без хохла | 23 | » | 13,1 |
| Высокие ноздри и хохол | 13 | » | 13,1 |
| Высокие ноздри без хохла | 1 | » | 4,4 |

Найденное распределение, как видно, сильно уклоняется от теоретического (9:3:3:1) в сторону отталкивания, так как сумма средних категорий оказывается больше ожидаемого числа. Однако, этот избыток носит на себе несомненную печать фенотипических неправильностей. При абсолютном отталкивании формула 9:3:3:1 превращается в 2:1:1:0, в которой категория 1 равна сумме всех остальных трех (1 + 1 + 0). Между тем в наблюдаемых Давенпортом числах сумма трех нижних (23, 13, 1) оказывается даже больше 1 категории (37 против 33).

Кроме того, хохлатые формы оказываются в сильном недостатке, а гладкоголовые в избытке, благодаря, очевидно, трудности регистрации гетерозиготных хохлов. После принятия во внимание этого избытка теоретические ожидания приобретают такой вид: 36,8 + 19,2 + 2,9 + 4,8, которые уже очень близко подходят к наблюдаемым.

Наши собственные наблюдения над менделированием хохла и ноздрей носят тоже противоречивый характер. Так, при скрещивании одного петуха гибрида павловско-орловского, гетерозиготного по игрековидному гребню и по хохлу, полученным им от одного родителя (павловца) с курами нормальными (*awele*, *asune*), получено такое распределение:

| | |
|---------------------------------------|----|
| <i>wele</i> , <i>sune</i> | 15 |
| <i>wele</i> , <i>asune</i> | 9 |
| <i>awele</i> , <i>sune</i> | 7 |
| <i>awele</i> , <i>asune</i> | 15 |

говорящую очень эффектно за сцепление *wele* с *sunu*. Однако, в более обширных скрещиваниях, в F_2 распределение получено гораздо более близкое к нормальному 9:3:3:1.

| | | | | | | |
|---------------------------------------|-------|----|------|------|-----|----|
| <i>wele</i> , <i>sune</i> | найд. | 69 | ожд. | 67,5 | или | 67 |
| <i>wele</i> , <i>asune</i> | » | 27 | » | 22,5 | » | 29 |
| <i>awele</i> , <i>sune</i> | » | 15 | » | 22,5 | » | 17 |
| <i>awele</i> , <i>asune</i> | » | 9 | » | 7,5 | » | 7 |

Во втором столбце приведены ожидания по формуле 9:3:3:1. Но так как гладкоголовые формы оказываются в значительном избытке против теоретических

25%, то в последнем столбце приведены теоретические ожидания с принятием во внимание этого избытка. В результате оказывается, что теоретические ожидания почти совпадают с наблюдаемыми числами и, следовательно, оснований считать *wele* и *sunu* сцепленными не оказывается.



Рис. 33. Голова курицы *gidu-asunu*, предполагаемый случай разрыва между *gidu* и *sunu*. Виден вполне развитый розовидный гребень и типичный «павловский хохол».

Для проверки была выделена из разных скрещиваний группа цыплят, достигших взрослого состояния или такого, при котором наличие хохла можно установить с несомненностью. *Wele* был при регистрации заменен *gidu*-геном для большей точности. Результаты получились такие:

| | найд. | ожд. |
|---------------------------------------|-------|-----------|
| <i>gidu</i> , <i>sune</i> | 71 | 69 или 71 |
| <i>gidu</i> , <i>asune</i> | 19 | 23 19 |
| <i>agidu</i> , <i>sune</i> | 26 | 23 26 |
| <i>agidu</i> , <i>asune</i> | 7 | 7 7 |

Наблюдаемое распределение оказывается очень близким с ожидаемым по формуле 9:3:3:1 (второй столбец чисел) и точно совпадает с ожиданием, вычисленным с принятием во внимание получившегося все-таки недостатка хохлатых форм.

Наконец, выделены все безукоризненно исследованные (большой частью взрослые) потомки от скрещивания типа $WwSs \times wwss$, т.-е. гетерозиготных по хохлу и игрековидному гребню (полученных от одного из родителей) с гладкоголовыми, имеющими правильный гребень. Всего получено:

| | |
|---------------------------------------|----|
| <i>wele</i> , <i>sune</i> | 19 |
| <i>wele</i> , <i>asune</i> | 7 |
| <i>awele</i> , <i>sune</i> | 11 |
| <i>awele</i> , <i>asune</i> | 10 |

Разрыв предполагаемого сцепления произошел в 18 случаях из 47, что как бы подтверждает наличие сцепления. Однако, это сцепление заметно только среди *wele*-форм. Среди же *awele*-форм хохлатых столько же, сколько и гладкоголовых (11 и 10). Это говорит скорее за то, что перед нами наличие корреляции фенов, а не генов: при наличии раздвоенного гребня (*wele*) развиваются хохолки, независимые от *sune*-гена, благодаря чему около 30—50% *asune*-форм оказываются хохлатыми и при регистрации попадают ошибочно в *wele-sune* категорию. В результате хохлатые формы вообще оказываются в избытке (30 хохлатых против 17 гладкоголовых, вместо ожидавшегося равенства).

Вопрос о корреляции игрековидного гребня и хохла оказывается, таким образом, запутанным, но достаточных оснований считать, что *sune*-ген локализован в той же хромозоме, что и *wele-gidu-sunu*-гены мы пока не имеем.

5. *Kese*. Давенпортом приведены данные, говорящие повидимому за принадлежность к той же *gidu*-группе и *kese*-гена, вызывающего нормальное развитие крыши черепа. В скрещиваниях польских кур с минорками и гуданов с леггорнами Давенпорт получил во втором поколении такое распределение формы ноздрей и строения черепа:

| | | |
|---|----|------|
| <i>gidu</i> , <i>kese</i> (норм. ноздри, норм. череп) | 66 | 60,7 |
| <i>gidu</i> , <i>akese</i> (норм. ноздри, грыжа) | 10 | 20,3 |
| <i>Agidu</i> , <i>kese</i> (высок. ноздри, норм. череп) | 19 | 20,3 |
| <i>Agidu</i> , <i>akese</i> (высок. ноздри, грыжа) | 13 | 6,7 |

Распределение категорий, как видно, сильно уклоняется от теоретического дигибридного отношения 9:3:3:1, обнаруживая как бы сцепление *gidu* с *kese*. Распределение:

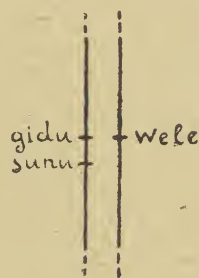


Рис. 34. Примерное расположение генов *gidu*, *mele* и *sunu*.

отдельных генов однако тоже довольно сильно уклоняется от теоретических 3:1 для каждого из них, почему необходимо и для дигибридной формулы ввести поправку. С поправкой на недостаток akese-форм и на избыток agidu-форм теоретические цифры будут уже соответственно $59,7+16,2+25,2+6,8$. При таком расчете сцепление gidu и kese выступает даже еще отчетливее. В морганидах оно дает расстояние между gidu и kese равным 33.

В поставленных на нашей станции скрещиваниях с павловцами происходит наследование также и akese-гена, но полученные до сего времени результаты носят очень неясный характер и настоящих «шишек» на черепе возникло очень мало. Во всяком случае, взаимоотношения gidu и wele с kese требуют дальнейших исследований, особенно скрещивания форм с нормальными ноздрями и шишкой с формами с высокими ноздрями, но без шишки, для получения картины отталкивания, которая устранила бы возможность объяснения вышеприведенной картины сцепления корреляцией фенов, а не генов.

Подводя итог нашим сведениям о gidu-группе, мы можем включить в нее с более или менее достаточными основаниями лишь гены wele, gidu, sunu и может-быть kese. Однако, наши сведения о ней носят лишь самый предварительный характер и для установления локализации этих генов по отношению друг к другу предстоит проделать еще специальные, дальнейшие исследования.

ТРЕТЬЯ ГРУППА (tifa-группа).

В эту группу входят повидимому два или три гена, из которых хорошо изученным является лишь один, tifa-ген, ген «меланистической» окраски, почему эту группу можно обозначить, как tifa-группа. Вторым геном, обнаруживающим определенное сцепление с tifa, является ген белой окраски яиц, truklake-ген. Корреляция этих окрасок отмечена в последней работе Пеннетта, но наши работы, начатые с совершенно другой породой кур, привели к аналогичным результатам. Наш truklake-ген идет со стороны павловской породы. Доминантный его характер проявляется особенно эффектно в параллельных скрещиваниях орловского петуха (atruklake, яйца бледные) и павловского петуха (truklake, яйца чисто-белые) с породами, имеющими бледные яйца: фавероль, индубойцовые, орловские. В таких скрещиваниях потомство от орловского петуха имело яйца бледно-окрашенные, а потомство павловского петуха яйца чисто-белые. Некоторое количество бело-яичных кур наблюдалось нами и помимо павловской линии.

Белые яйца в наших скрещиваниях сопровождалась черной окраской кур. Truklake-ген павловца вместе с его tifa-геном перешел ко всему первому поколению гибридов.

Из числа кур второго поколения и обратных скрещиваний к настоящему моменту исследовано всего 30. Из них 11 относятся ко второму поколению и 19 к обратным скрещиваниям. В 29 случаях по ходу скрещиваний можно было ожидать сцепления черной окраски пера и белой окраски скорлупы. Получено следующее распределение:

| Окраска. | | 9:3:3:1 | 1:1:1:1 | Всего. |
|----------|-------------|---------|---------|---------|
| пера: | яиц: | | | |
| Черная | белая . . . | 10 6,2 | 4 4,5 | 14 10,7 |
| „ | окраш. . . | 0 2,1 | 4 4,5 | 4 6,6 |
| Рыж. | белая . . . | 1 2,1 | 2 4,5 | 3 6,6 |
| „ | окраш. . . | 0 0,7 | 8 4,5 | 8 5,2 |

Сумма крайних категорий равна 22 против ожидания $15,9 \pm 2,6$, так что можно думать, что сцепление действительно наблюдается. В одном случае, где ожидалось отталкивание, получилась действительно курица черная с бледными яйцами. Всего, таким образом, мы имеем 29 кур, среди которых раз'единение черного окраса и

белой скорлупы произошло лишь у 7 против ожидания $13,2 \pm 1,8$ (при независимости).

Эти цифры мы приводим только с целью показать, что материал наших скрещиваний стоит в согласии с предположенным Пеннеттом сцеплением tifa и truklake. Приготовленный нами материал этого года должен будет пополнить приведенные цифры.

Пеннетт в своем исследовании наследственности насильственного инстинкта указывает на некоторую корреляцию между черной окраской и этим инстинктом. Так как какой-либо корреляции фенов здесь допустить нельзя, то надо думать, что foga-ген входит в состав этой группы генов.

Наши подсчеты показали полную независимость tifa-гена и gidu-гена друг с другом.

В качестве примера приведем расщепление во втором поколении павловско-индубойцового скрещивания:

| | | | | |
|------------------------|--------|----|-----------|----|
| tifa, gidu | найден | 87 | ожидалось | 93 |
| tifa, agidu | „ | 34 | „ | 31 |
| atifa, gidu | „ | 32 | „ | 31 |
| atifa, agidu | „ | 12 | „ | 10 |

Независимость gidu и tifa можно толковать таким образом, что гены эти локализованы или в совершенно различных парах хромозом, или если в одной хромозоме, то достаточно далеко друг от друга (далее 100 морганид). Первое предположение конечно гораздо вероятнее, но пока второе не исключено, мы не имеем права утверждать, что tifa-ген и следовательно tifa-группа лежит в другой хромозоме, чем gidu-группа.

Подобного рода соображения применимы ко всем тем случаям, где кроссинг-овер имеет место у обоих полов. Ниже мы приведем доказательства в пользу того, что у курицы кроссинг-овер и в аутохромозомах происходит у обоих полов и что для нее распределение независимо-менделирующих генов по разным хромосомам должно быть производимо с осторожностью. Поэтому до поры до времени мы предпочитаем говорить о группах генов, а не о хромосомах курицы, исключая лишь половую хромозому.

ЧЕТВЕРТАЯ ГРУППА ГЕНОВ (tode-группа).

Эта группа устанавливается Липпинкоттом для объяснения менделирования голубой окраски андалузских кур (1918, 1921).

В совершенную параллель со случаем wele-gidu и здесь пока невозможно доказать наличие именно двух, а не одного гена, так как взаимодействие двух предполагаемых генов выражается в их полном отталкивании, подобно простой паре аллеломорфов. Несмотря, однако, на несколько спекулятивный характер подобного рода толкования явления, оно заслуживает, однако, как увидим ниже, глубочайшего внимания с точки зрения проблемы возникновения генов.

Липпинкотт оперирует с двумя генами R и E, из которых R вызывает ослабление черного пигмента до голубого, но не далее, а E заведует распределением пигментации по всему телу. Ген R соответствует нашему tode-гену, ослабителю. Обычное толкование наследования андалузской окраски сводится к тому, что ген, ослабляющий окраску в гетерозиготном состоянии, ослабляет черный пигмент до серого («голубого»), а в гомозиготном состоянии—до белого (грязно-белого). Такого же толкования придерживается в своей последней книге и Морган, считающий более или менее неполное доминирование в гетерозиготном состоянии нормальным явлением.

Липпинкотт, однако, толкует эти же явления иначе. Он исходит из наблюдений над тем, что у «грязно-белых» андалузов, гомозиготных по гену-ослабителю, наряду с чисто-белыми перьями встречаются и окрашенные, хотя и в виде исключений, и что окраска этих перьев такая же, как и у гетерозиготов, голубая. Поэтому он принимает, что «белые андалузы» суть тоже голубые, подобно гетерозиготным, но что большинство перьев вообще лишено окраски, благодаря отсутствию специального гена-распределителя, «гена сплошности».

Т.-е. белые андалузы суть пегие, голубо-белые, при чем пегость достигает сильного развития, так что неокрашенные места сильно преобладают над окрашенными.

Но так как при скрещиваниях в пределах андалузов нельзя получить черно-белую пегую окраску, а только голубо-белую, необходимо допустить взаимодействие генов R и E , типа отталкивания. Черные андалузы лишены ослабителя (rr), но зато гомозиготны по сплошности (EE); грязно-белые гомозиготны по ослабителю (RR), но зато лишены сплошности (ee); наконец голубые андалузы гетерозиготны по обоим генам ($RrEe$). Иными словами, мы имеем дело, по Липпинкотту, с двумя комплексами, Re и rE генов, дающих три сочетания: $Re\ Re$, $rE\ rE$ и $Re\ rE$, дающих окраски белую, черную и голубую.

Высказывая такое толкование, Липпинкотт сам отмечает, что силу доказательную оно получит лишь тогда, когда будет найден случай кроссинг-овера между R и E и будет получена или гомозиготная голубая сплошная линия кур, или пегая, белая с вкрапленными черными перьями ($rree$). Если же подобный кроссинг-овер не будет найден, то наследование голубой окраски можно будет с равным успехом объяснять как теорией одного неполнодоминирующего гена, так и теорией двух отталкивающихся пар генов (четырёх аллеломорфов).

Наши собственные наблюдения над наследованием голубой окраски выдвигают несколько затруднений против взглядов Липпинкотта, хотя возможность того, что мы имеем дело с парой отталкивающихся генов и кажется нам вероятной. Наши опыты касаются прежде всего голубых кур, найденных нами среди беспородных деревенских кур. В отличие от андалузов, имеющих в формуле $tifa$ -ген, эти лишены его и представляют собой обычно окрашенных «черногрудо-красных» петухов и рыжих диких кур с той лишь особенностью, что черный пигмент, всюду, где он только присутствует, ослаблен до голубого. Красные и рыжие места оказываются незатронутыми, по крайней мере по внешности. У кур, таким образом, где черных отметин в оперении сравнительно мало, действие $tode$ -гена мало заметно, и требуется специальное внимание, чтобы отметить побледнение черного пигмента на отметинах. Таковы $tode$ -гетерозиготы (Rr Липпинкотта). $Tode$ -гомозиготы имеют в общем тот же вид, но черный пигмент на отметинах низведен до белого. Красные попрежнему незатронуты. Перо гривы петуха, имеющее, например, черное основание, золотистую середину и черное пятнышко на конце, становится белым на основании и на кончике, оставаясь золотистым в середине. На некоторых перьях, однако, сохраняются голубые отметины. В этих случаях принимать ген E за ген распределитель «черного пигмента на все оперение» (Lippincott, 1921, 289) уже гораздо труднее. Становится более вероятным, что в тех местах, где имеется белый цвет у андалузов, черный пигмент имеется; но только он ослаблен в окраске, совершенно так же, как, например, у пегих розово-палевых морских свинок; на розовых местах черный пигмент имеется совершенно так же, как и у черно-красных или черно-палевых свинок, только этого пигмента меньше или он «ослаблен». Гораздо вероятнее толковать ген « E » Липпинкотта, как параллель не гену пегости морских свинок, а гену-усилителю, действующему на черный пигмент. Тогда черные формы андалузов и черногрудые петухи будут иметь формулу $ooUU$ (отсутствие ослабителя и наличие усилителя), будут интенсивно окрашены, голубые $OoUu$, имея усилитель и ослабитель одновременно, будут окрашены средне-сильно, а формы $OOuu$, имея только ослабитель и не имея усилителя, будут еще бледнее, хотя и не совсем белыми.

Наше объяснение, таким образом, почти совпадает с объяснением Липпинкотта. Как видно, при толковании этого случая мы идем совершенно так же, как и при толковании случая с раздвоенным гребнем и нормальными ноздрями, признавая наличие отталкивающихся генов. Однако, мы должны здесь отметить одно важное затруднение, с которым приходится сталкиваться. Затруднение это состоит в том, что мы должны дать специальную гипотезу для объяснения того, как могло возникнуть то состояние, в котором мы находим эти гены.

Обозначив рассматриваемые гены, как O , o , и U , u , мы должны дать такой «план хромозомы» дикого петуха:

..... O U

Напротив, план хромозомы «белых» андалузов будет таков:

..... O u

От дикой хромозомы она отличается сразу двумя мутациями, одной доминантной (возникновение ослабителя O) и одной рецессивной (выпадение усилителя u , или переход U в u). Можно представить себе два возможных пути такого перехода: или сначала возник O , а затем выпал U , или, наоборот, сначала выпал U , а затем возник O . Сообразно с этим надо полагать существование какой-либо переходной ступени между дикой хромозомой и хромозомой белых андалузов.

| | |
|---------------------------|--------------|
| o u | дикая |
| o u | } переходные |
| или | |
| o u | } переходные |
| o u | |
| o u | андалузская |

Однако, хромозом переходного типа мы пока не знаем, между тем они должны были бы встречаться несравненно чаще, чем «андалузские», особенно среди беспородных кур. Это обстоятельство приходится очевидно толковать таким образом, что переход дикой хромозомы в андалузскую произошел сразу, путем двойной мутации, рецессивно-доминантной.

Совершенно таким же образом приходится толковать и возникновение хромозомы $wele-agidu$. Дикая хромозома должна иметь вид:

..... $gidu$ awe

и сразу, путем рецессивно-доминантной мутации, перейти в хромозому вида

..... $agidu$ we

так как и здесь мы совершенно не знаем переходных форм $wele-gidu$ и $awele-agidu$.

Подобных двойных мутаций мы знаем в настоящее время достаточное число для того, чтобы обратить на них внимание. Среди мутаций дрозофилы почти все доминантные мутации, за исключением 4 ($Abnormal$, Bar , $Deformed$ и др.), принадлежат к таким двойным мутациям, так как наряду с их доминантным проявлением они имеют и рецессивное, летальное, стерилизующее и т. п. Правда, для множества рецессивных мутаций дрозофилы мы не находим таких противоположных спутников, но, во-первых, они могут быть просто незаметными, а во-вторых, это не умаляет теоретического значения таких парных или двойных мутаций там, где они открыты.

Несмотря на интерес, представляемый подобной гипотезой, в настоящее время она представляет собой только гипотезу, созданную для того, чтобы объяснить возникновение описанных случаев наследственности у кур. Поэтому гипотетичной остается и вся вообще реальность существования этих отталкивающихся групп генов, особенно случая андалузской окраски. Почему и о существовании этой четвертой группы генов можно говорить лишь совершенно условно.

Что касается природы голубых перьев, попадающих среди белых у белых андалузов, то возникновение их вероятно обязано тем же явлением «пегости», как возникновение исключительных перьев у плимутроков (описанных на стр. 28) и у $todi$ -гетерозиготов (см. стр. 20). В данном случае почему-то, очевидно, $tode$ -ген попадает не во все перья. У $tode$ -гетерозиготов такие перья оказываются при этом вовсе лишенными $tode$ -гена и вместо голубых становятся черными. Такие исключительные черные перья почти всегда встречаются у голубых андалузов. У $tode$ -гомозиготов неправильности в распределении $tode$ -гена приведут к другим результатам: в подавляющем числе случаев эти исключительные перья будут лишены только

одного из двух *tode*-генов и будут, следовательно, не белыми и не черными, а голубыми, что в действительности и наблюдается.

ПЯТАЯ ГРУППА (*susta*-группа?).

Эта последняя группа представляется также достаточно сомнительной. Заподозрить ее существование позволяют нам следующие факты. При изучении наследования лохмоногости кур, исследователи, начиная с Давенпорта, сталкивались с тем, что среди некоторых лохмоногих семейств наблюдается более или менее резкое недоразвитие внешних пальцев ног и развитие соединительной перепонки между третьим и четвертым пальцами. В последнее время этому вопросу посвятил несколько работ Данфорс (1919, а, б, в), который пришел к заключению о том, что мы имеем здесь дело лишь с многообразным проявлением одного единственного гена, действующего и на развитие пальца, и на развитие перепонки, и на развитие оперения ног, и наконец на развитие бляшек, щитков, покрывающих плюсну и пальцы. Нам, однако, такое толкование не представляется окончательным. Среди имевшегося в нашем распоряжении материала брахидактилии и синдактилии попадалась лишь в определенных семействах, именно в семье одного петуха кохинхина, среди бентамок и еще одной линии. Правда, брахидактилия наблюдалась всегда в связи с лохмоногией. Правда, что развитие больших сильных перьев на пальцах должно отражаться на их собственном развитии. Но тем не менее легкое укорочение внешнего пальца у сильно лохмоногих форм не может идти в сравнение с почти полной редукцией внешних пальцев в семье, например, наших кохинхин. Многие потомки этого петуха были почти трехпальными или имели лишь небольшой выступ на месте внешних пальцев. Какой-либо корреляции между степенью лохмоногости и редукцией пальца не замечалось. Во всяком случае было отмечено большое количество сильно- и разнообразно-лохмоногих птиц других семейств, пальцы которых оперены не менее, а часто и более, чем были оперены пальцы упоминаемого кохинхина, и тем не менее они имели почти нормальное развитие пальца.

Поэтому мы склонны думать, что брахидактилия представляет собой самостоятельную рецессивную мутацию, сцепленную с лохмоногией, вызываемой повидимому *susta*-геном (доминантным), и в этом отношении напоминает снова тип андалузской окраски. К сожалению, наши исследования брахидактилии прервались. В тех немногих скрещиваниях, которые нам удалось наблюдать, полная брахидактилия вела себя подобно рецессиву, чего нельзя повидимому сказать о брахидактилии, наблюдавшейся Данфорсом (1919 г.) и о слабых степенях брахидактилии в некоторых других наших скрещиваниях.

ШЕСТАЯ ГРУППА (*suma*-группа).

Наконец, мы должны повторить, что признание самостоятельности генов куроцветности и куроперости (*tofe* и *suma*) влечет за собой признание существования еще одной группы сцепленных генов, так как куроперость и куроцветность менделируют совместно. Пока, однако, не были поставлены специальные исследования независимости этих генов — более подробно останавливаться на этой группе преждевременно.

Подводя итог всему сказанному, мы можем наметить пять групп генов, обнаруживающих взаимодействие:

половая хромосома: *suke*, *tuge*, *trage*, *trufeye*, *fagike*.
gidu-группа: *wele*, *gidu sunu*, *kese*?
tifa-группа: *tifa*, *truklake*?, *fora*?
tode-группа: *tode*. (Е. Липпинкотта?).
susta, *rese* (синдактилия)?
suma, *tofe*.

Конечно, в этой группировке еще очень много гипотетичного и предварительного. Но мы имеем в виду сейчас, главным образом, обратить внимание исследователей на эти предполагаемые группировки, так как разработка

«плана» курицы представляет собой работу, требующую сил и сотрудничества многих исследователей. В том, что эти усилия не пропадут даром, можно повидимому быть совершенно уверенными. Замечательное единство «механизма наследственности», устанавливающееся между дрозофилой, с одной стороны, и таким отдаленным объектом, как кукуруза, исследуемая Эмерсоном, Андерсоном, Линдстромом, душистый горошек, исследованный Пеннеттом и др., заставляет не сомневаться в том, что и с курами дело будет обстоять так же. Вопрос как будто может идти лишь о том, имеются ли какие-либо отличия, или нет никаких. В следующей главе мы наметим одно из отличий между курами и дрозофилой, но так как это отличие сближает курицу с кукурузой, то можно полагать, что оно сводится к самым второстепенным деталям «механизма».

О громадном практическом значении подобных исследований говорить, конечно, не приходится. В приведенном только-что списке фигурируют, хотя и предварительно, *fora*-ген и *fagike*-ген, *suke*-ген, *trufeye*-ген, имеющие непосредственное отношение к практическому птицеводству.

В приводимой таблице сведены в заключение результаты опытов, в которых наблюдалось одновременное менделирование различных пар генов. В большинстве случаев скрещивания были типа $AaBb \times aabb$, которые дают наиболее ясную картину сцеплений и отталкиваний там, где они наблюдаются. Реже использованы скрещивания типа $AaBb \times AaBb$, дающие расщепление по формуле $9 : 3 : 3 : 1$. Несколько раз использованы другие типы скрещиваний.

Теоретические числа можно вычислять двояким способом. Если мы получаем в некотором скрещивании типа $AaBb \times aabb$ n цыплят, то, ожидая в потомстве отношение $1 : 1 : 1 : 1$, вычисляем теоретические числа, деля

n на 4 и получая: $\frac{n}{4} : \frac{n}{4} : \frac{n}{4} : \frac{n}{4}$. Точно также для второго

поколения гибридов, расщепляющегося по формуле $9 : 3 : 3 : 1$, теоретические числа могут быть получены

так: $\frac{n \cdot 9}{16} : \frac{n \cdot 3}{16} : \frac{n \cdot 3}{16} : \frac{n \cdot 1}{16}$. Однако, при вычислении

теоретических ожиданий таким способом, мы можем иногда получить картину взаимодействия генов там, где на самом деле ее нет. Пусть, напр., мы наблюдаем пару генов *rete* (полидактилия) и *sune* (хохол). Оба они, наблюдаемые отдельно, обычно не дают правильного отношения $1 : 1$ или $3 : 1$. *Rete* — благодаря частному не проявлению и *sune* — благодаря трудности регистрации хохла у пуховых цыплят. Пусть, напр., тот и другой ген вместо отношения $3 : 1$ даст $2_5 : 1_5$, тогда вместо отношения $9 : 3 : 3 : 1$ получится отношение $6_{25} : 3_{75} : 3_{75} : 2_{25}$, сумма средних членов которого (7_5) уже несколько выше теоретических 6_{16} , т.е. распределение уклоняется как бы в сторону отталкивания. Точно так же при изменении отношения $1 : 1$ в $1_5 : 0_5$ соответственно изменится и отношения $1 : 1 : 1 : 1$ в $2_{25} : 0_{75} : 0_{75} : 0_{25}$. Сумма средних членов (1_5) будет составлять уже только $37_5\%$ вместо 50% , т.е. получится картина, подобная сцеплению.

Для избежания подобной ошибки, мы вычисляем теоретические числа, решая следующую задачу: если в потомстве ген *A* наблюдался N раз среди всех S случаев, а ген *B* наблюдался M раз, то как часто должны сочетаться *A* с *B*, а *A* с *b*, а *s* с *B* и а *s* с *b*, если оба гена совершенно независимы друг от друга? Соответствующие числа, очевидно, будут:

$$\frac{N \cdot M}{S} + \frac{N(S-M)}{S} + \frac{(S-N)M}{S} + \frac{(S-N)(S-M)}{S}$$

В следующей таблице с найденными в опыте числами сопоставлены числа теоретические, вычисленные по этой формуле.

Как видно, мы не находим нигде сколько-нибудь явных следов взаимоотношения генов. Несмотря на то, что во многих опытах собрано пока еще незначительное число данных, всюду возникли все возможные 4 сочетания и при этом почти в равных количествах. Сумма средних категорий нигде не уклоняется от суммы крайних далее

1 — 2 вероятных уклонений и то только в маленьких опытах. По мере накопления материала следы взаимодействия исчезают. Наиболее уклоняющимися оказы-

ваются результаты лишь опытов № 42 (sule и sune) и 39 (weque и rete), но и здесь еще очень мало оснований говорить о взаимодействии генов.

| | Ген А | Ген В | | Результат скрещивания | | | | Ожидалось или независимость или | Тип расщепления |
|----|-------|-------|------------------------|-----------------------|------------|------------|------------|---------------------------------------|--------------------|
| | | | | Aa Bb | Aa bb | aa Bb | aa bb | | |
| 1 | Gidu | Wene | { найдено ожидалось | 17 15,4 | 16 15,4 | 8 10,2 | | отталкивание | 3 : 3 : 2 |
| 2 | Sune | » | { найдено ожидалось | 15 17,5 | 22 19,5 | 10 8,5 | 6 8,5 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 3 | Tifa | » | { найдено ожидалось | 12 11,8 | 10 10,2 | 11 11,2 | 10 9,8 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 4 | Suque | » | { найдено ожидалось | 2 2,7 | 6 5,3 | 2 1,3 | 2 2,7 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 5 | Rete | » | { найдено ожидалось | 19 18,5 | 20 20,5 | 17 18,5 | 20 19,5 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 6 | Trule | » | { найдено ожидалось | 17 16,4 | 18 18,6 | 12 12,6 | 15 14,4 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 7 | Wene | Suso | { найдено ожидалось | 3 3,9 | 3 2,1 | 6 5,1 | 2 2,9 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 8 | Rete | Wele | { найдено ожидалось | 4 5 | 6 5 | 8 7 | 6 7 | отталкивание | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 9 | » | » | { найдено ожидалось | 11 11,9 | 9 8,1 | 14 13,1 | 8 8,9 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 10 | » | Gidu | { найдено ожидалось | 73 74,0 | 26 25,0 | 25 24,0 | 7 8,0 | сцепление | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 11 | » | Sune | { найдено ожидалось | 13 12,7 | 2 2,3 | 9 9,3 | 2 1,7 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 12 | » | » | { найдено ожидалось | 23 22,2 | 11 11,8 | 9 9,8 | 6 5,2 | отталкивание | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 13 | » | Tifa | { найдено ожидалось | 59 57,0 | 23 25,0 | 25 27,0 | 14 12,0 | » | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 14 | » | » | { найдено ожидалось | 8 6,6 | 6 7,4 | 9 10,4 | 13 11,6 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 15 | » | Suque | { найдено ожидалось | 10 12,2 | 10 7,8 | 12 9,8 | 4 6,2 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 16 | » | Suso | { найдено ожидалось | 58 57,0 | 26 27,0 | 24 25,0 | 13 12,0 | » | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 17 | » | Trule | { найдено ожидалось | 18 18,5 | 15 14,5 | 19 18,5 | 14 14,5 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 18 | Suso | Gidu | { найдено ожидалось | 99 89,0 | 30 31,0 | 33 34,0 | 13 12,0 | сцепление | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 19 | » | Sune | { найдено ожидалось | 29 28,3 | 12 12,7 | 9 9,7 | 5 4,3 | отталкивание | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 20 | » | Tifa | { найдено ожидалось | 118 120,4 | 47 44,6 | 49 46,6 | 15 17,6 | » | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 21 | Suque | Suso | { найдено ожидалось | 23 23,1 | 7 6,9 | 14 13,9 | 4 4,1 | » | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 22 | Trule | Wele | { найдено ожидалось | 11 13,0 | 10 8,0 | 12 10,0 | 4 6,0 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 23 | » | Sune | { найдено ожидалось | 11 13,4 | 7 4,6 | 13 10,6 | 2 4,4 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 24 | » | Suque | { найдено ожидалось | 5 4,5 | 2 2,5 | 2 2,5 | 2 1,5 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 25 | » | Tifa | { найдено ожидалось | 4 3,6 | 2 2,4 | 5 5,4 | 4 3,6 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 26 | Sune | Tedu | { найдено ожидалось | 14 14,7 | 6 5,3 | 8 7,3 | 2 2,7 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 27 | Suque | » | { найдено ожидалось | 18 17,5 | 12 12,5 | 10 10,5 | 8 7,5 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 28 | Wene | » | { найдено ожидалось | 12 11,2 | 14 14,8 | 6 6,8 | 10 9,2 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 29 | Tedu | Rete | { найдено ожидалось | 12 10,2 | 7 8,8 | 3 4,8 | 6 4,2 | отталкивание | 3 : 3 : 1 : 1 |

| | Ген А | Ген В | Результат скрещивания | | | | Ожидалось или независимость или | Тип расщепления. |
|----|-------|-------|------------------------|----------------|--------------|--------------|--|----------------------------------|
| | | | Aa Bb | Aa bb | aa Bb | aa bb | | |
| 30 | Tedu | Rete | { найдено ожидалось | { 1 1 | { 1 1 | { 1 1 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 31 | » | Trule | { найдено ожидалось | { 10 9,9 | { 9 9,1 | { 4 4,1 | » | 3 : 3 : 1 : 1 |
| 32 | Weque | Tedu | { найдено ожидалось | { 13 15,2 | { 17 14,8 | { 19 16,8 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 33 | » | » | { найдено ожидалось | { 15 16,4 | { 20 18,6 | { 8 6,6 | сцепление | 3 : 3 : 1 : 1 |
| 34 | » | Wele | { найдено ожидалось | { 14 13,9 | { 5 5,1 | { 5 1,9 | отталкивание | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 35 | » | Sune | { найдено ожидалось | { 10 8,6 | { 8 9,4 | { 19 20,4 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 36 | » | Tifa | { найдено ожидалось | { 77 76,2 | { 27 27,8 | { 30 30,8 | отталкивание | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 37 | Suque | Weque | { найдено ожидалось | { 13 12,8 | { 18 18,2 | { 11 11,2 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 38 | Weque | Suso | { найдено ожидалось | { 67 68,5 | { 28 26,5 | { 29 27,5 | сцепление | 9 : 3 : 3 : 1 |
| 39 | Rete | Weque | { найдено ожидалось | { 4 6 | { 10 8 | { 8 6 | отталкивание | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 40 | Wene | » | { найдено ожидалось | { 106 109,5 | | { 40 36,5 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 41 | Sule | Tifa | { найдено ожидалось | { 4 3,1 | { 0 0,9 | { 3 3,9 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| | » | » | { найдено ожидалось | { 8 7,7 | { 2 2,3 | { 2 2,3 | » | 3 : 1 : 3 : 1 |
| 42 | » | Sune | { найдено ожидалось | { 4 6,1 | { 12 9,9 | { 4 1,9 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 43 | Sukli | Tifa | { найдено ожидалось | { 3 3,5 | { 3 2,5 | { 4 3,5 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 44 | Susta | Wele | { найдено ожидалось | { 10 9,5 | { 5 5,5 | { 12 12,5 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 45 | » | Sune | { найдено ожидалось | { 3 2,9 | { 2 2,1 | { 5 5,1 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 46 | » | Tifa | { найдено ожидалось | { 17 16,6 | { 19 19,4 | { 13 13,4 | отталкивание | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 47 | » | Suque | { найдено ожидалось | { 16 17,9 | { 15 13,1 | { 11 9,1 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 48 | » | Wene | { найдено ожидалось | { 17 16,5 | { 19 19,5 | { 16 16,5 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 49 | » | Rete | { найдено ожидалось | { 9 8,5 | { 13 13,5 | { 8 8,5 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 50 | » | » | { найдено ожидалось | { 16 16,8 | { 17 16,2 | { 17 16,2 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 51 | » | Suso | | | | | См. описание павловско-фаве- ролевого скрещивания, стр. 50. | |
| 52 | Trule | Susta | { найдено ожидалось | { 19 18,6 | { 16 16,4 | { 15 15,4 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 53 | Susta | Wera | { найдено ожидалось | { 6 6,2 | { 5 4,8 | { 8 2,8 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 и 3 : 1 : 3 : 1 |
| 54 | Wera | Tifa | { найдено ожидалось | { 3 3,2 | { 5 4,8 | { 1 0,8 | отталкивание | 3 : 3 : 1 : 1 |
| 55 | » | » | { найдено ожидалось | { 0 1 | { 3 2 | { 2 1 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 56 | » | Suque | { найдено ожидалось | { 8 8,6 | { 2 1,4 | { 4 3,4 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 и 3 : 3 : 1 : 1 |
| 57 | » | Rete | { найдено ожидалось | { 4 4,4 | { 4 3,6 | { 17 16,6 | отталкивание | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 58 | » | « | { найдено ожидалось | { 3 3,5 | { 9 8,5 | { 2 1,5 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 3 : 3 : 1 : 1 |
| 59 | » | Tedu | { найдено ожидалось | { 4 3,5 | { 1 1,5 | { 15 15,5 | » | 3 : 1 : 3 : 1 |

| | Ген А | Ген В | | Результат скрещивания. | | | | Ожидалось или независимость или | Тип расщепления. |
|----|-------|-------|------------------------|------------------------|------------|------------|------------|---------------------------------|------------------|
| | | | | Aa Bb | AA bb | за Bb | за bb | | |
| 60 | Wera | Trule | { найдено ожидалось | 5 4,3 | 4 4,7 | 15 15,7 | 18 17,3 | отталкивание | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 61 | Tode | Sune | { найдено ожидалось | 13 12,2 | 11 11,8 | 19 19,8 | 20 19,2 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 62 | » | Wene | { найдено ожидалось | 4 4,2 | 5 4,8 | 11 10,8 | 12 12,2 | » | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 63 | Tedu | Tode | { найдено ожидалось | 23 22,5 | 22 22,5 | — — | — — | опыт Липпин-котта (1921) | 1 : 1 : 1 : 2 |
| 64 | Tode | Susta | { найдено ожидалось | 2 2,3 | 5 4,7 | 2 1,7 | 3 3,3 | неизвестно | 1 : 1 : 1 : 1 |
| 65 | Tofa | » | { найдено ожидалось | 4 2,9 | 3 4,1 | 3 4,1 | 7 5,6 | сцепление | 1 : 1 : 1 : 1 |

Кроссинг-овер в аутозомах кур-самок.

Распределение генов в группы у дрозофилы чрезвычайно облегчается тем, что там, как известно, явления кроссинг-овера или, вообще говоря, разрыв сцеплений и отталкиваний происходит лишь в гомозиготном поле, т.-е. у самок. У самцов же хромозомы не претерпевают разрыва. Поэтому одним из первых вопросов топографической генетики кур должен быть вопрос именно о том, различаются ли у кур полы по способности давать кроссинг-овер.

При этом, конечно, следует иметь в виду, что у кур гетерозиготным является женский пол, а не мужской, как у дрозофилы. Исследование генов, сцепленных с полом, как мы видели выше, устанавливает такую разницу по отношению к половой хромозоме с полной ясностью. Гены, локализованные в половой хромозоме, у кур при образовании яиц никогда не претерпевают разрыва сцепления, тогда как у самцов при спермогенезе разрыв происходит повидимому по тем же правилам, как и у самок дрозофилы.

Однако, половая хромосома, находящаяся в клетках самок-кур только в единственном числе априори должна отличаться неспособностью давать кроссинг-овер. Винге описывает кроссинг-овер в гетерозиготном поле рыб, где он имеет место очевидно между X- и Y-хромозомой, но по отношению к курам мы таких случаев еще не знаем. Поэтому априори предсказываемую, и, как мы видели, действительно найденную неспособность половой хромозомы кур-самок давать кроссинг-овер мы еще не в праве распространять и на аутозомы кур-самок.

Решить поставленный вопрос, вообще говоря, не трудно, по крайней мере, теоретически. Для этого достаточно взять курицу, гетерозиготную по двум генам, локализованным в одной аутоземе (след. AaBb), и скрестить ее с самцом формулы aabb. В случае отсутствия у самок кроссинг-овера в аутозомах в потомстве от такого скрещивания должно возникнуть только 2 категории: AaBb и aabb, в случае сцепления между A и B, Aabb и aaBb в случае отталкивания между A и B.

Однако, произвести такой решающий эксперимент до сих пор не удалось потому, что в аутозомах кур мы до сих пор не нашли подходящей пары генов.

В самое последнее время такая пара найдена в лице генов gidu и suni, но повидимому и они не будут достаточно удобны, благодаря слишком сильному сцеплению, требующему для получения несомненного ответа слишком обширного эксперимента. Материал по второй паре tifa-truklake тоже слишком мал, чтобы быть доказательным. Поэтому нам приходится пока идти путем косвенных доказательств.

До настоящего времени нами поставлено было 56 скрещиваний, в которых самец был aabb, а самка AaBb. Во всех этих случаях самки образовывали яйца всех четырех (или по крайней мере трех) возможных сортов: AB, Ab, aB, ab, что можно объяснить или тем, что все пары генов, участвовавших в этих экспериментах, находились в разных хромосомах, или тем, что у самок-кур кроссинг-

овер в аутозомах имеет место. Вероятность первого объяснения не велика. Излагаемый ниже план экспериментов был разработан в 1919 году и приводился в исполнение с 1919 года по настоящее время. В то время число хромозом у курицы принималось равным 8 парам, и на этом числе был основан весь приводимый ниже расчет. Если мы возьмем какой-либо ген A и будем наугад подбирать к нему пару, то из 8 генов один в среднем окажется в той же самой хромозоме, как и A. Поэтому среди 56 исследованных пар должно было бы попасться около 7 локализованных в одной хромозоме. Отсутствие таких пар говорит за то, что у кур-самок кроссинг-овер происходит. Открытие в этом году, уже после написания настоящей статьи, того, что у курицы число пар ауто-хромозом не 8, а около 15, сделанное П. И. Живаго, изменяет конечно дело, так как повышает вероятность того, что мы случайно не натолкнулись на пару генов, сидящих у гетерозиготной курицы в одной ауто-хромозоме. Однако, это изменение вряд ли слишком велико. Открытые лишние хромозомы все очень мелкие, а так как по дрозофиле мы знаем, что гены распределяются по хромосомам в количествах, пропорциональных длине хромозом, то все вновь открытые мелкие аутозома в сумме вряд ли сильно изменят весь расчет, положенный в основание излагаемых ниже опытов.

В то же время к 56 описанным здесь опытам в минувшем году прибавился еще целый ряд (22), однако с тем же результатом: абсолютных сцеплений у кур ни разу не встретилось, так что выводы настоящей статьи остаются в силе, почему мы и оставляем эту часть статьи в таком виде, в каком она была написана до открытия новых хромозом.

Однако, мы можем подойти к решению вопроса несколько иным путем. Если мы докажем существование большего числа совершенно независимых друг от друга генов, чем число (8) аутозом, то тем самым мы докажем наличие кроссинг-овера у кур. Однако, доказать существование таких 9, 10 и т. д. совершенно независимых друг от друга генов можно лишь тогда, когда они во всех возможных комбинациях друг с другом обнаружат свою независимость. При этом, конечно, должна доказываться независимость при овогенезе, т.-е. у кур, а не петухов.

Для доказательства существования 9 таких генов нужно поставить 9 (9 — 1) : 2, т.-е. всего 36 скрещиваний. Для 10 генов 10 (10 — 1) : 2, всего 45 скрещиваний, в общем виде N (N — 1) : 2 скрещивания. До настоящего времени нам, однако, не удалось исследовать таким образом 9 генов, и только теперь собраны данные относительно 8 генов, как раз по числу 8 аутозом. Гены эти следующие: suque, wele, tifa, wene, rete, susta, sune, trule. Все возможные 8 (8 — 1) : 2 = 28 попарных сочетаний этих первых 8 генов исследованы на независимость при овогенезе, и во всех случаях установлено отсутствие абсолютного сцепления или абсолютного отталкивания.

Мы отмечаем здесь лишь отсутствие абсолютного сцепления или отталкивания при овогенезе. Что касается частичного взаимодействия, то этот вопрос решается гораздо труднее, требуя гораздо более обширных опытов, но он нас сейчас не интересует, так как наличие частичного

взаимодействия уже указывает на наличие кроссинг-овера, еще более чем отсутствие какого-либо заметного взаимодействия. Отсутствие же абсолютного взаимодействия (сцепления или отталкивания) может быть иногда установлено уже на самом малом материале, начиная с двух цыплят.

Пусть мы имеем скрещивание $aabb \times AaBb$ (гетерозиготная курица). Для выяснения характера взаимоотношения генов А и В, вообще говоря, необходимо знать происхождение матери, т.е. знать — от кого из родителей она получила ген А и ген В. Если оба гена получены ею от одного какого-либо родителя, то, следовательно, они могли быть переданы или двумя хромосомами, принадлежащими к разным парам, или одной хромосомой. В таком

случае при дальнейшем наследовании можно ожидать или полной независимости между А и В или сцепления. Явления отталкивания ожидать нельзя*). Напротив, если гены А и В получены исследуемой курицей от разных родителей, то они могут находиться или в хромосомах разных пар или в двух разных хромосомах одной какой-либо пары. В первом случае, при дальнейшем наследовании можно ожидать полной независимости, а во втором случае отталкивания. Сцепления ожидать нельзя.

Поэтому, зная происхождение матери, отсутствие полного сцепления или отталкивания можно установить уже по 1 цыпленку. Если, напр., мы знаем, что исследуемая $AaBb$ курица получила оба гена от одного родителя и

Таблица попарных сочетаний генов, исследованных на независимость при овогенезе.

| | Suque. | Wele. | Tifa. | Wene. | Rete. | Susta. | Sune. | Trule. | Suso. | Weque. | Tedu. | Trufe. | Sukli. | Tode. | Tofa. | Wera. | Tine. | Susti. |
|-----------------|--------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|--------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Suque. | — | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Wele | 1 | — | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tifa | 2 | 3 | — | | | | | | | | | | | | | | | |
| Wene | 4 | 5 | 6 | — | | | | | | | | | | | | | | |
| Rete | 7 | 8 | 9 | 10 | — | | | | | | | | | | | | | |
| Susta | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | — | | | | | | | | | | | | |
| Sune | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | — | | | | | | | | | | | |
| Trule | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | — | | | | | | | | | | |
| Suso | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | | 34 | | — | | | | | | | | | |
| Weque | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | | 42 | — | | | | | | | | |
| Tedu | 43 | 44 | | | | | | | | | — | | | | | | | |
| Trufe | 45 | 46 | 47 | | 48 | 49 | 50 | | | 51 | | — | | | | | | |
| Sukli | 52 | 53 | | | | | | | | | 54 | | — | | | | | |
| Tode | | 55 | 56 | | | 57 | 58 | | | | | | | — | | | | |
| Tofa | | 59 | | 60 | | 61 | 62 | | | | | | | | — | | | |
| Wera | 63 | | | | 64 | 65 | | | 66 | | | | | | | — | | |
| Tine | | 67 | 68 | 69 | 70 | | 71 | | | 72 | | 73 | | | | | — | |
| Susti | | | | | | | | | | | 74 | | | | | | | — |
| Sule | 75 | 76 | | | 77 | | | | | 78 | | | | | | | | |

при скрещивании с петухом $aabb$ дала 1 цыпленка формулы $Aabb$, это уже доказывает отсутствие абсолютного сцепления между А и В (при тех же условиях появление одного цыпленка формулы $AaBb$ или $aabb$ ничего, конечно, не докажет).

Если же нам неизвестно, от какого родителя получила исследуемая курица ген А и от какого ген В (что например бывает со всеми курами, получаемыми во втором поколении гибридов, которые в одинаковой степени могут получить свои гены от каждого из родителей), то мы не знаем, чего надо ожидать при скрещивании с $aabb$ петухом — сцепления или отталкивания. В таких случаях вопрос об отсутствии абсолютной корреляции генов может быть решен получением не менее как двух цыплят, напр. $AaBb$ и $Aabb$ или $AaBb$ и $aaBb$, которые доказывают сразу и отсутствие полного сцепления и отсутствие полного отталкивания.

В некоторых случаях нам не удалось поставить скрещивания типа $aabb \times AaBb$ и приходилось решать вопрос об отсутствии полной корреляции при овогенезе по расщеплению во втором поколении гибридов. Независимые гены дают во втором поколении общеизвестную формулу $9:3:3:1$. При наличии же полной корреляции у одного пола эта формула изменяется в $5:1:1:1$ в случае сце-

пления и в $2:1:1:0$ при наличии отталкивания, как видно из нижеследующего расчета:

Сцепление (при овогенезе):

типы сперматозоидов: типы яиц: типы зигот:

| | | |
|----|----|-----------------------|
| AB | AB | 2 AABV Aabb aaBb aabb |
| Ab | ab | AaBb |
| aB | | AABb |
| ab | | AaBV |
| | | Итого: 5:1:1:1 |

Отталкивание (при овогенезе):

| | | |
|----|----|----------------|
| AB | Ab | AABb AAbb aaBb |
| Ab | aB | AaBV Aabb aaBb |
| aB | | AaBb |
| ab | | AaBb |
| | | Итого: 2:1:1:0 |

*) Подобное утверждение, впрочем, не абсолютно. Если мы представим себе организм, у которого происходят только одиночные кроссинг-оверы, а двойные не происходят, то тогда гены, расположенные в одной и той же хромосоме, но на расстоянии более 50 морганид друг от друга, будут обнаруживать уже не сцепление, а отталкивание. Но пока мы таких организмов еще не знаем.

Опыт 1. а) Курица № 641 неизвестного происхождения с петухом aabb дала:

| | | |
|------------------------|---|----------------|
| suque, wele | 2 | |
| suque, awele. | 1 | |
| asuque, wele | 0 | Независимость. |
| asuque, awele. | 1 | |

б) Куры №№ 2961 и 2326, получившие suque и wele от отца, дали с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| suque, wele | 1 | |
| suque, awele. | 3 | Три suque-awele от- |
| asuque, wele | 0 | рицают ожидавшее- |
| asuque, awele. | 2 | ся сцепление. |

Опыт 2. Куры №№ 668 и 1023 получили tifa от одного, а suque от другого родителя. Возможно ожидать отталкивание. С петухом aabb дали:

| | | |
|------------------------|----|----------------|
| suque, tifa | 11 | |
| suque, atifa. | 15 | |
| asuque, tifa | 11 | Независимость. |
| asuque, atifa. | 10 | |

Опыт 3. Во втором поколении павловско-индубой- цовых гибридов исследовано распределение tifa и gidu, находящегося в полном отталкивании с wele. Gidu идет от индубойцов, wele от павловца; могло ожидать от- талкивание tifa и gidu (или, что то же, сцепление tifa и wele) и отношение 2:1:1:0 вместо 9:3:3:1. Получено:

| | | |
|-------------------|-------------------|----------------------|
| tifa, gidu . . . | 87 теорет. 93 (9) | Отношение 9:3:3:1 |
| tifa, agidu. . . | 34 31 (3) | прекрасно реализова- |
| atifa, gidu . . . | 32 31 (3) | но, корреляции нет. |
| atifa, agidu. . . | 12 10 (1) | |

Опыт 4. Курица № 641, неизвестного происхо- ждения, дала с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| suque, wene | 2 | |
| suque, awene. | 6 | |
| asuque, wene | 2 | Независимость ясна. |
| asuque, awene. | 2 | |

Опыт 5. Куры №№ 641 и 653 (сестры), неизвест- ного происхождения, дали с петухом aabb следующее потомство, в котором категории wele, wene и awele, wene соединены вместе, так как на розовидных гребнях нали- чие «игрека» не всегда поддается различению:

| | |
|------------------------|------|
| wene, wele | } 30 |
| wene, awele | |
| awene, wele | 25 |
| awene, awele | 9 |

Распадение awene-форм на две категории, хотя и с преобладанием wele-форм, говорит во всяком случае за отсутствие абсолютного сцепления или отталкивания. Преобладание «wele» категории об'ясняется отчасти уча- стием в этом опыте еще одного гена (wera), не всегда ясно отличающегося от wele при слабом развитии последнего.

Опыт 6. Курица № 1002, получившая tifa и wene от разных родителей, с петухом aabb дала:

| | | |
|-----------------------|----|---------------------|
| tifa, wene | 12 | |
| tifa, awene. | 10 | |
| atifa, wene | 11 | Независимость ясна. |
| atifa, awene. | 10 | |

Опыт 7. Куры №№ 668 и 1033, получившие suque и rete от матери-фавероли, дали с петухом aabb:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| suque, rete | 6 | |
| suque, arete | 7 | |
| asuque, rete | 6 | Независимость ясна. |
| asuque, arete | 2 | |

Опыт 8. а) Куры №№ 641 и 653, неизвестного про- исхождения, с петухом aabb дали:

| | | | | | |
|------------------------|---|-------|----|----|-----------|
| wele, rete . . . № 641 | 3 | № 653 | 8 | 11 | |
| wele, arete . . . » | 3 | » | 11 | 14 | Независи- |
| awele, rete . . . » | 3 | » | 4 | 7 | мость. |
| awele, arete . . . » | 3 | » | 5 | 8 | |

б) Во втором поколении павловско-фаверолей, полу- чивших wele от павловца, а rete от фавероли, и где можно было ожидать отталкивания, последнее действи- тельно как бы наметилось:

| | | |
|-----------------------|------------|------|
| wele, rete | 27 теорет. | 29,7 |
| wele, arete. | 16 | 10,0 |
| awele, rete | 10 | 10,0 |
| awele, arete. | 0 | 3,3 |

Однако, здесь впечатление «отталкивания» (2:1:1:0) создается главным образом отсутствием awele, arete категории, которая ожидалась в количестве 3,3. Столь незначительное количество могло, конечно, не возникнуть случайно. Поэтому потомство следующего года было подсчитано снова и при этом вместо wele регистриро- вался более удобный gidu, антагонист с wele, сообразно чему и ожидать надо было не отталкивания, а сцепления. Получено:

| | | |
|------------------------|------------|------|
| gidu, rete | 38 теорет. | 38,8 |
| gidu, arete | 15 | 12,9 |
| agidu, rete | 11 | 12,9 |
| agidu, arete | 5 | 4,3 |

Здесь отношение 9:3:3:1 реализовано вполне удо- влетворительно, и, подтверждая опыт а), говорит за пол- ную независимость wele и rete.

Опыт 9. а) Курица № 668, получившая tifa и rete от разных родителей, дала с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tifa, rete | 2 | |
| tifa, arete | 2 | |
| atifa, rete | 2 | Независимость ясна. |
| atifa, arete | 4 | |

б) Во втором поколении павловско-фаверолей, полу- чивших tifa и rete от разных родителей, получено:

| | | |
|-----------------------|------------|--------------|
| tifa, rete | 59 теорет. | 68, или 60,7 |
| tifa, arete | 25 | 22,7 30,3 |
| atifa, rete | 23 | 22,7 30,3 |
| atifa, arete. | 14 | 17,6 0,0 |

Первый столбец теоретических чисел вычислен по формуле 9:3:3:1 (независимость), а второй—по формуле отталкивания (2:1:1:0). Ясно, что найденные числа гораздо ближе подходят под формулу независимости. Заметное однако отклонение зависит от того, что благодаря замешавшемуся в это скрещивание reteke, тормоза для полидактилии, число четырехпалых форм значительно больше чем 25% (37 из 121, итого 30, 6%), поэтому часть «tifa-arete» форм на самом деле суть tifa, rete, а часть «atifa, arete» суть atifa, rete. При принятии этого во внима- ние наблюдаемые числа еще ближе подойдут к формуле 9:3:3:1.

Опыт 10. Куры №№ 641 и 653, неизвестного про- исхождения, дали с петухом aabb:

| | № 641 | № 653 | Всего: |
|--------------------|-------|-------|--------|
| wene, rete . . . | 10 | 9 | 19 |
| wene, arete . . . | 9 | 6 | 15 |
| awene, rete . . . | 7 | 13 | 20 |
| awene, arete . . . | 10 | 10 | 20 |

Опыт 11. Куры №№ 668 и 1023, получившие suque и susta от одного родителя (фавероль), дали с петухами aabb:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| suque, susta | 6 | |
| suque, asusta. | 6 | |
| asuque, susta | 4 | Независимость ясна. |
| asuque, asusta. | 2 | |

Опыт 12. Куры №№ 641 и 653, неизвестного про- исхождения, дали с петухами aabb:

| | № 641 | № 653 | Всего: |
|--------------------|-------|-------|--------|
| wele, susta . . . | 5 | 5 | 10 |
| wele, asusta. . . | 11 | 1 | 12 |
| awele, susta . . . | 1 | 4 | 5 |
| awele, asusta. . . | 2 | 2 | 4 |

Несмотря на общий недостаток awele- форм, независимость ясна у обеих кур.

Опыт 13. Куры №№ 668 и 1023, получившие tifa и susta от разных родителей, с петухами aabb дали:

| | | |
|-------------------------|----|---------------------|
| tifa, susta | 8 | Независимость ясна. |
| tifa, asusta | 9 | |
| atifa, susta | 6 | |
| atifa, asusta | 10 | |

Опыт 14. Куры №№ 641, 653 и 656, неизвестного происхождения, дали с петухами aabb:

| | № 641 | № 653 | № 656 |
|-------------------------|-------|-------|-------|
| wene, susta | 7 | 10 | 6 |
| wene, asusta | 4 | 12 | 10 |
| awene, susta | 12 | 7 | 9 |
| awene, asusta | 6 | 14 | 6 |

Так как неизвестность происхождения кур не позволяет предсказывать, чего надо ожидать от каждой из них, сцепления или отталкивания, то суммировать данные по всем трем курам не приходится; однако и без этого независимость ясна.

Опыт 15. Куры №№ 641 и 653, неизвестного происхождения, с петухом aabb дали:

| | № 641 | № 653 | Всего: | |
|-------------------------|-------|-------|--------|---------------------|
| rete, susta | 11 | 5 | 16 | Независимость ясна. |
| rete, asusta | 5 | 12 | 17 | |
| arete, susta | 8 | 9 | 17 | |
| arete, asusta | 5 | 10 | 15 | |

Данные обеих кур суммированы в виду того, что они сестры и вероятно получили rete и susta подобным же образом. Но и в потомстве каждой курицы отдельно независимость ясна.

Опыт 16. Курица № 641 дала с петухом aabb:

| | | |
|-------------------------|---|--|
| suque, sune | 8 | Распадение хохлатых (sune - форм) на 8 suque и 2 asuque доказывает независимость пары. |
| suque, asune | 0 | |
| asuque, sune | 2 | |
| asuque, asune | 1 | |

Опыт 17. Этот опыт дал в разных случаях противоречивые результаты, повидимому благодаря тому, что wele и sune (игрековидный гребень и хохол) находятся между собой в некоторой корреляции как фенотипной, так и гаметической.

а) Куры №№ 641 и 653 дали с петухами aabb:

| | |
|------------------------|----|
| wele, sune | 14 |
| wele, asune | 2 |
| awele, sune | 2 |
| awele, asune | 1 |

хотя в потомстве и возникли все возможные комбинации, но распределение их оказалось очень неправильным, зависящим отчасти оттого, что регистрировались преимущественно хохлатые (sune-форм), а также, возможно, и от других причин. В виду того, однако, что в пуховом наряде иногда трудно точно отличить малоразвитой «игрек» от правильного (awele) гребня, а малоразвитой хохол от гладкой головы, полученные в опыте а) данные были проверены на других материалах.

б) Во втором поколении различных гибридов с павловцами было исследовано 44 птицы, достигшие взрослого состояния, в котором наличие хохла можно было констатировать с несомненностью; вместо wele, регистрировался более удобный gidu. Получено:

| | |
|------------------------|---------------|
| gidu, sune | 19 теор. 24,7 |
| gidu, asune | 11 8,3 |
| agidu, sune | 13 8,3 |
| agidu, asune | 1 2,7 |

Если в опыте а) наметилось как бы сцепление wele с sune, то здесь при замене wele на gidu наметилось столь же заметное отталкивание, что можно было ожидать по опыту а). Тем не менее один тщательно исследованный представитель оказался лишенным обоих генов

(agidu, asune), что указывает на то, что отталкивание если и имеется, то не абсолютное, при котором формула второго поколения 2:1:1:0.

в) Во втором поколении павловско-минорского скрещивания в 1922 г. получено 44 молодых и взрослых цыплят, распределившихся так:

| | | |
|------------------------|--------------|----|
| gidu, sune | 27 с предыд. | 46 |
| gidu, asune | 12 | 23 |
| agidu, sune | 3 | 16 |
| agidu, asune | 2 | 3 |

Результат в общем тот же, только несколько ослабела картина отталкивания.

Остальные опыты, подобные двум предыдущим, нового ничего не прибавляют и здесь не приводятся. Приходится констатировать, что хотя wele и sune и сбнаруживают какое-то взаимодействие друг с другом, но это взаимодействие, сцепление или отталкивание, не абсолютно. Для интересующей нас сейчас проблемы этого достаточно.

Опыт 18. Курица № 640, неизвестного происхождения, дала с петухом aabb 8 цыплят, у которых с несомненностью был констатирован хохол (sune-формы). Среди них 5 были черные (tifa) а 3 светлые (atifa), что говорит ясно за независимость tifa и sune при овогенезе.

Опыт 19. Куры №№ 641 и 653, неизв. происх., дали с петухами aabb:

| | № 641 | № 653 | Всего: |
|------------------------|-------|-------|--------|
| wene, sune | 3 | 4 | 7 |
| wene, asune | 1 | 1 | 2 |
| awene, sune | 8 | 5 | 13 |
| awene, asune | 0 | 0 | 0 |

В этих опытах регистрировались только те цыплята, у которых хохол был ясно замечен или наоборот было несомненно отсутствие хохла; последняя категория констатируется труднее, поэтому в таблице asune-формы в сильном недостатке (2). Для нас важно, что среди хохлатых форм 7 имеют розовидный гребень (wene), а 13 листовидный: это с несомненностью доказывает независимость генов.

Опыт 20. Куры №№ 641 и 653 дали с aabb петухами:

| | № 641 | № 653 | Всего: |
|------------------------|-------|-------|--------|
| rete, sune | 9 | 4 | 13 |
| rete, asune | 1 | 1 | 2 |
| arete, sune | 2 | 7 | 9 |
| arete, asune | 0 | 2 | 2 |

Сильный недостаток asune-форм объясняется так же, как и в предыдущем опыте. Данные двух кур суммированы, так как они сестры, хотя и неизвестно: сцепление или отталкивание может быть ожидаемо у них. Независимость во всяком случае ясна.

Опыт 21. №№ 641 и 653 (сестры) и № 659 дали с петухами aabb:

| | № 641 | № 653 | № 659 | |
|-------------------------|-------|-------|-------|---------------------|
| susta, sune | 9 | 3 | 2 | Независимость ясна. |
| susta, asune | 0 | 1 | 1 | |
| asusta, sune | 2 | 8 | 4 | |
| asusta, asune | 1 | 2 | 3 | |

О недостатке asune-форм см. предыдущий опыт.

Опыт 22. Курица № 641 с петухом aabb дала:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| suque, trule | 5 | Независимость ясна. |
| suque, atrule | 2 | |
| asuque, trule | 2 | |
| suque, atrule | 2 | |

Опыт 23. Курица № 653 с петухом aabb дала:

| | | |
|-------------------------|----|---------------------|
| wele, trule | 11 | Независимость ясна. |
| wele, atrule | 7 | |
| awele, trule | 6 | |
| awele, atrule | 2 | |

Опыт 24. Курица № 640, неизв. происх. дала с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tifa, trule. | 4 | |
| tifa, atrule. | 5 | Независимость ясна. |
| atifa, trule. | 2 | |
| atifa, atrule. | 4 | |

Опыт 25. Куры-сестры, №№ 641 и 653, с петухом aabb дали:

| | № 641 | № 653 | Всего: | |
|------------------------|-------|-------|--------|---------------------|
| wene, trule. | 5 | 12 | 17 | |
| wene, atrule. | 4 | 8 | 12 | Независимость ясна. |
| awene, trule. | 7 | 11 | 18 | |
| awene, atrule. | 7 | 8 | 15 | |

Опыт 26. Куры-сестры, №№ 641 и 653, дали с петухами aabb:

| | № 641 | № 653 | Всего: | |
|------------------------|-------|-------|--------|---------------------|
| rete, trule. | 6 | 12 | 18 | |
| rete, atrule. | 7 | 8 | 15 | Независимость ясна. |
| arete, trule. | 6 | 13 | 19 | |
| arete, atrule. | 4 | 10 | 14 | |

Опыт 27. Те же куры дали:

| | | | | |
|-------------------------|---|----|----|---------------------|
| susta, trule. | 9 | 10 | 19 | |
| susta, atrule. | 9 | 6 | 15 | Независимость ясна. |
| asusta, trule. | 3 | 13 | 16 | |
| asusta, atrule. | 2 | 12 | 14 | |

Опыт 28. Те же куры дали:

| | | | | |
|------------------------|---|---|----|---------------------|
| sune, trule. | 7 | 4 | 11 | |
| sune, atrule. | 9 | 4 | 13 | Независимость ясна. |
| asune, trule. | 6 | 1 | 7 | |
| asune, atrule. | 2 | 0 | 2 | |

О неправильности распределения, вызванной недостатком sune-форм, см. выше, опыт 19-й.

Опыт 29. Во втором поколении гибридов павловско-индобоюцовых, павл.-минорок, получивших suso от матери, suque от отца, получено:

| | |
|------------------------|----|
| suque, suso. | 23 |
| suque, asuso. | 7 |
| asuque, suso. | 14 |
| asuque, asuso. | 4 |

Неправильность распределения вызвана случайным избытком asuque-форм. Однако, как среди suque, так и среди asuque, suso и asuso формы распределяются правильно в отношении 3:1, что доказывает независимость обоих генов. Теоретические числа, с принятием поправки на избыток asuque-форм, таковы: 23,1 + 6,9 + 13,9 + 4,1, что вполне отвечает найденным цифрам.

Опыт 30. Во втором поколении павловско-индобоюцовых гибридов, при принятии во внимание, как и раньше, вместо wele его антагониста gidu, получено:

| | |
|-----------------------|----|
| gidu, suso. | 90 |
| gidu, asuso. | 33 |
| agidu, suso. | 30 |
| agidu, asuso. | 13 |

Почти идеальная реализация отношения 9:3:3:1 делает несомненным полную независимость suso и gidu, а след. и suso и wele.

Опыт 31. Во втором поколении павловско-индобоюцых и павл.-орловских гибридов получено:

| | | |
|-----------------------|-------------|-------|
| tifa, suso. | 118 теорет. | 128,6 |
| tifa, asuso. | 49 | 43,2 |
| tifa, suso. | 47 | 43,2 |
| atifa, asuso. | 15 | 14,1 |

Отношение 9:3:3:1 реализовано с достаточной несомненностью.

Опыт 32. В серии 4949.3838 петух suso, awene курица suso, wene (оба гена она получила от матери,

возможно сцепление) 9 цыплят оказались с лампасами, т.-е. suso₁, следовательно получили от матери asuso. Среди них 4 wene и 5 awene, что доказывает независимость обоих генов.

Опыт 33. Во втором поколении павловских фаверолей, получивших оба гена от одного родителя (фавероль), получено:

| | | |
|-----------------------|------------|----|
| rete, suso. | 58 теорет. | 57 |
| rete, asuso. | 26 | 27 |
| arete, suso. | 24 | 25 |
| arete, asuso. | 13 | 12 |

Отклонение найденных цифр от типичного отношения 9:3:3:1 вызвано общим избытком arete-форм и asuso-форм. С принятием во внимание этих избытков вычислены теоретические числа, приведенные в последнем столбце. Как видно, они почти в точности совпадают с найденными, доказывающими тем самым полную независимость генов rete и suso.

Опыт 34. Во втором поколении павловско-индобоюцых гибридов, получивших sune от павловца, а suso от индобоюцов, получено:

| | | |
|-----------------------|------------|------|
| sune, suso. | 29 теорет. | 28,3 |
| sune, asuso. | 9 | 9,7 |
| asune, suso. | 12 | 12,7 |
| asune, asuso. | 4 | 4,3 |

Общий избыток asune-форм, благодаря тому, что часть хохлатых форм со слабо-развитым хохлом ошибочно отнесены в группу asune, вызвал уклонение от типичной формулы 9:3:3:1; но теоретические числа, вычисленные с принятием во внимание этой поправки, приведены в последнем столбце. Совпадение их с найденными доказывает независимость генов.

Опыт 35. Курица № 1033, гибрид брама-фавероль, получила weque от брама, а suque—от фавероли. Могло ожидать отталкивание. Получено:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| suque, weque. | 3 | |
| suque, aweque. | 4 | Независимость ясна. |
| asuque, weque. | 2 | |
| asuque, aweque. | 5 | |

Опыт 36. Во втором поколении павловско-индийских и гибридов (wele от отца, weque от матери) получено:

| | | |
|------------------------|------------|------|
| wele, weque. | 14 теорет. | 14,6 |
| wele, aweque. | 5 | 4,9 |
| awele, weque. | 5 | 4,9 |
| awele, aweque. | 2 | 1,6 |

Опыт 37. Во втором поколении павловско-индобоюцых и павловско-орловских гибридов, получивших tifa от павловца, а weque от матерей (могло ожидать отталкивание), получено:

| | | |
|------------------------|----------|--------|
| tifa, weque. | 77 теор. | 82,0 |
| tifa, aweque. | 30 | » 27,4 |
| atifa, weque. | 27 | » 27,4 |
| atifa, aweque. | 12 | » 9,2 |

Опыт 38. Независимость стручкового и розовидного гребня была доказана еще классическими исследованиями Пеннетта и Бэтсона. Среди наших опытов, курица № 3141 из 2-го покол. павловско-орловских гибридов с петухом aabb дала:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| wene, weque. | 4 | |
| wene, aweque. | 5 | Независимость ясна. |
| awene, weque. | 2 | |
| awene, aweque. | 4 | |

Опыт 39. Куры №№ 1033 и 2073, получившие rete- и weque от разных родителей (могло ожидать отталкивание), дали с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|----|---------------------|
| rete, weque. | 4 | |
| rete, aweque. | 10 | Независимость ясна. |
| arete, weque. | 8 | |
| arete, aweque. | 6 | |

Опыт 40. В серии 705.2337 петух типа aabb, курица гетерозиготна по weque и по susta, полученным от разных родителей. Возможно отталкивание.

Получено:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| susta, weque | 3 | |
| susta, aweque. | 6 | |
| asusta, weque | 7 | Независимость ясна. |
| asusta, aweque. | 6 | |

Опыт 41. В серии 705.699 петух тот же, курица гетерозиготна по генам sune и weque, полученным от разных родителей. Возможно отталкивание.

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| weque, sune | 5 | |
| weque, asune | 2 | |
| aweque, sune | 6 | Независимость ясна. |
| aweque, asune | 4 | |

Опыт 42. Во втором поколении павловско-индo-бойцовых гибридов, получивших оба гена от индo-бойцовых (могло ожидатьсcя сцепление), расщепление таково:

| | | |
|-------------------------|----------|----|
| suso, weque | 67 теор. | 75 |
| asuso, aweque | 29 » | 25 |
| asuso, weque | 28 » | 25 |
| asuso, aweque | 9 » | 83 |

Отношение 9:3:3:1 реализовано вполне удовлетворительно и независимость обоих генов ясна (уклонение от теории направлено в сторону отталкивания, а не сцепления, которое могло ожидатьсcя).

Опыт 43. Курица № 2961, получившая suque и tedu от матери, дала с петухом aabb:

| | |
|------------------------|---|
| suque, tedu | 1 |
| suque, atedu. | 1 |
| asuque, tedu | 0 |
| asuque, atedu. | 1 |

Цыпленок «suque, atedu», хотя и единственный, все же доказывает отсутствие абсолютного сцепления между suque и tedu. Напомним, что во всех настоящих опытах под «независимостью» разумеется отсутствие а б с о л ю т н о г о сцепления и отталкивания, а не сцепления и отталкивания вообще.

Опыт 44. Та же курица, получив wele и tedu от матери, дала с петухом aabb:

| | | |
|-----------------------|---|------------------|
| wele, tedu | 0 | Независимость |
| wele, atedu. | 2 | (отсутствие воз- |
| awele, tedu | 1 | можного сцепле- |
| awele, atedu. | 1 | ния) ясна. |

Опыт 45. Куры №№ 668 и 1023 получив trufele и suque от одного родителя, с петухами aabb дали:

| | | |
|---------------------------|---|---------------------|
| suque, trufele | 3 | |
| suque, atrufele. | 3 | |
| asuque, trufele | 2 | Независимость ясна. |
| asuque, atrufele. | 2 | |

Опыт 46. В серии 705.699 петух aabb, курица гетерозиготна по trufele и wele, полученным от отца (возможно сцепление):

| | | |
|---------------------------|---|---------------------|
| trufele, wele | 1 | |
| trufele, awele | 2 | |
| atrufele, wele | 1 | Независимость ясна. |
| atrufele, awele | 1 | |

Опыт 47. Те же куры, получив tifa и trufele от разных родителей, с петухами aabb дали:

| | |
|--------------------------|---|
| tifa, trufele | 1 |
| tifa, atrufele. | 0 |
| atifa, trufele | 4 |
| atifa, atrufele. | 5 |

Неправильность в распределении вызвана тем, что регистрировались преимущественно светлые (atifa)

цыплята, так как при tifa окраска ног устанавливается с большим трудом и не в раннем возрасте. Среди atifa, однако, 4 оказались atrufele и 5 trufele, что ясно указывает на независимость обоих генов.

Опыт 48. Курица № 668 получила оба гена от отца, так что могло ожидатьсcя сцепление. С петухом aabb дала:

| | |
|--------------------------|---|
| rete, trufele | 0 |
| rete, atrufele. | 3 |
| arete, trufele | 1 |
| arete, atrufele. | 1 |

Вместо сцепления наметилось как бы даже отталкивание, так что оба гена очевидно независимы.

Опыт 49. Куры №№ 668 и 1023 получили susta и trufele от одного родителя, так что могло ожидатьсcя сцепление. С петухами aabb дали:

| | |
|---------------------------|---|
| susta, trufele | 3 |
| susta, atrufele. | 5 |
| asusta, trufele | 2 |
| asusta, atrufele. | 0 |

Как и в предыдущем опыте намечается скорее отталкивание, чем сцепление, а вообще очевидно—независимость.

Опыт 50. В серии 705.699 петух типа aabb, курица гетерозиготна по trufele и sune, полученным от отца, так что могло ожидатьсcя сцепление:

| | | |
|---------------------------|---|---------------------|
| trufele, sune | 2 | |
| trufele, asune | 1 | |
| atrufele, sune | 1 | Независимость ясна. |
| atrufele, asune | 1 | |

Опыт 51. В сериях 705.699 и 705.2337 петух aabb, обе курицы гетерозиготны по trufele и weque, полученным от разных родителей, так что могло ожидатьсcя отталкивание:

| | № 699 | № 2337 | |
|----------------------------|-------|--------|------------|
| trufele, weque | 1 | 3 | |
| trufele, aweque. | 2 | 0 | Отталки- |
| atrufele, weque | 1 | 0 | вания ясно |
| atrufele, aweque | 1 | 0 | нет. |

Опыт 52. Курица № 2961, получившая sukli от отца, а suque от матери, с петухом aabb дала:

| | |
|--------------------------|---|
| suque, sukli | 0 |
| suque, asukli | 2 |
| asuque, sukli | 0 |
| asuque, asukli | 1 |

Несмотря на немногочисленность потомства, распадение asukli форм на 2-х suque и 1-го asuque доказывает отсутствие полного отталкивания и, следовательно, независимость.

Опыт 53. Та же курица, получив от разных родителей wele и sukli, так что возможно было ожидать их отталкивания, с петухом aabb дала:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tedu, sukli | 0 | |
| tedu, asukli. | 2 | |
| atedu, sukli | 1 | Независимость ясна. |
| atedu, asukli. | 2 | |

Опыт 55. В сериях 705.3979 и 2302.4009 петухи типа aabb, а куры-сестры гетерозиготны по tode и wele, полученным от разных родителей:

| | | |
|-----------------------|---|---------------------|
| tode, wele | 4 | |
| tode, awele. | 8 | |
| atode, wele | 8 | Независимость ясна. |
| atode, awele. | 8 | |

Опыт 56. В тех же сериях куры гетерозиготны и по tifa, полученному от отца, тогда как tode получено от матери:

| | | |
|------------------------|----|---------------------|
| tode, tifa | 8 | |
| tode, atifa | 4 | |
| atode, tifa | 11 | Независимость ясна. |
| atode, atifa | 4 | |

Опыт 57. Курица № 659, неизвестного происхождения, с петухом aabb дала:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| susta, tode | 2 | |
| susta, atode | 2 | |
| asusta, tode | 5 | Независимость ясна. |
| asusta, atode | 3 | |

Опыт 58. Та же курица дала:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| sune, tode | 3 | |
| sune, atode | 2 | |
| asune, tode | 2 | Независимость ясна. |
| asune, atode | 1 | |

Опыт 59. В серии 705.2879 петух типа aabb, а курица гетерозиготна по tifa и wele, полученным от отца. Взрослого состояния достиг лишь один цыпленок, оказавшийся atofa, wele, что доказывает уже, что сцепленность tofa с wele, если она и есть, то не может быть абсолютной.

Опыт 60. Курица № 3264 получила wene от матери, tofa от отца, так что могло ожидать отталкивание. С петухом wene-гетерозиготом дала при теоретическом ожидании 3:3:1:1:

| | | |
|------------------------|---|-----------|
| wene, tofa | 6 | теор. 6,4 |
| wene, atofa | 6 | " 6,4 |
| awene, tofa | 1 | " 2,1 |
| awene, atofa | 4 | " 2,1 |

Следов отталкивания, преобладания суммы средних членов над суммой крайних—нет, напротив, она меньше. Поэтому, несмотря на небольшое число цыплят, можно с большой вероятностью говорить о независимости wene и tofa.

Опыт 61. Та же курица, получив susta и tofa от кохинхина-отца, с петухом aabb дала:

| | | |
|-------------------------|---|---------------------|
| susta, tofa | 4 | |
| susta, atofa | 3 | |
| asusta, tofa | 3 | Независимость ясна. |
| asusta, atofa | 7 | |

Опыт 62. В серии 705.2879 петух aabb, а курица гетерозиготна по tofa и sune, полученным от отца. Возможно ожидать сцепления, но единственный достигший взрослого состояния цыпленок оказался atofa, sune, так что абсолютного сцепления очевидно нет.

Опыт 63. В серии 3303.668 петух aabb, курица гетерозиготна по wera и suque. Так как wera не всегда проявляется достаточно ясно, то рассмотрены лишь wera-формы. Среди них 3 suque и 1 asuque, так что ни абсолютного сцепления, ни абсолютного отталкивания нет.

Опыт 64. В той же серии курица гетерозиготна и по rete. Среди wera-цыплят 1 rete и 3 arete. Независимость ясна.

Опыт 65. В той же серии курица гетерозиготна и по susta. Среди wera-цыплят 3 susta и 1 asusta. Независимость ясна.

Опыт 66. Курица № 677, неизвестного происхождения, дала с петухом aabb:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| suso, wera | 1 | |
| suso, awera | 9 | |
| asuso, wera | 2 | Независимость ясна. |
| asuso, awera | 4 | |

Опыт 67. В серии 705.699 петух типа aabb, курица гетерозиготна по tine и wele, полученным от отца:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tine, wele | 7 | |
| tine, awele | 7 | |
| atine, wele | 4 | Независимость ясна. |
| atine, awele | 4 | |

Опыт 68. В серии 705.3979 петух типа aabb, а курица гетерозиготна по tine и tifa, полученным от разных родителей. При наличии абсолютного отталкивания все atifa-цыплята должны были бы быть tine-формами. В действительности среди 16-ти atifa-цыплят оказалось 11 tine и 5 atine, что доказывает независимость обоих генов.

Опыт 69. Курица № 1985, получившая wene и tine повидимому от разных родителей, с петухом aabb дала:

| | | |
|------------------------|----|---------------------|
| wene, tine | 8 | |
| wene, atine | 10 | |
| awene, tine | 7 | Независимость ясна. |
| awene, atine | 6 | |

Опыт 70. В серии 705.699 петух типа aabb, а курица гетерозиготна по tine и rete, полученным от одного родителя. В потомстве, однако, оба гена комбинируются свободно:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tine, rete | 8 | |
| tine, arete | 6 | |
| atine, rete | 2 | Независимость ясна. |
| atine, arete | 6 | |

Опыт 71. В той же серии в таком же отношении находятся и гены tine и sune:

| | | |
|------------------------|---|---------------------|
| tine, sune | 5 | |
| tine, asune | 4 | |
| atine, sune | 5 | Независимость ясна, |
| atine, asune | 2 | |

Опыт 72. В той же серии курица гетерозиготна по tine и weque, полученным от разных родителей:

| | | |
|-------------------------|----|---------------------|
| tine, weque | 3 | |
| tine, aweque | 11 | |
| atine, weque | 5 | Независимость ясна. |
| atine, aweque | 3 | |

Опыт 73. В той же серии курица гетерозиготна по tine и trufele, полученным от одного родителя. Но следов сцепления, однако, не намечилось:

| | | |
|---------------------------|---|---------------------|
| tine, trufele | 1 | |
| tine, atrufele | 2 | |
| atine, trufele | 2 | Независимость ясна. |
| atine, atrufele | 0 | |

Опыт 74. а) Курица № 622, гетерозиготна по susti и tedu с петухом asusti-гетерозиготом, при теоретическом ожидании 3:3:1:1 дала:

| | | |
|-------------------------|---|-----------|
| tedu, susti | 8 | теор. 6,8 |
| tedu, asusti | 7 | " 7,5 |
| atedu, susti | 1 | " 2,2 |
| atedu, asusti | 2 | " 2,2 |

Отношение 3:3:1:1 реализовано сравнительно удачно, так что повидимому оба гена независимы.

б) При скрещивании той же курицы с ее братом № 614 ожидалось дигибридное отношение 9:3:3:1, получено:

| | | |
|-------------------------|----|-----------|
| tedu, susti | 10 | теор. 8,4 |
| tedu, asusti | 0 | " 2,8 |
| atedu, susti | 4 | " 2,8 |
| atedu, asusti | 1 | " 1,0 |

Здесь формула независимого расщепления реализована удовлетворительно. При суммировании получаем теоретическое ожидание 15,2:9,6:5,0:3,2, а реализовано: 18+7+5+3, что достаточно близко для того, чтобы говорить о независимости обоих генов.

Опыт 75. В серии 680.4095 курица гетерозиготна по sule и suque, полученным от разных родителей. Петух aabb. Никаких следов отталкивания не намечилось:

| | | |
|-------------------------|---|--|
| sule, suque | 2 | |
| sule, asuque | 0 | |
| asule, suque | 1 | |
| asule, asuque | 0 | |

Опыт 76. В сериях 680.4095 и 2344.3850 петухи aabb, куры-сестры гетерозиготны по *sule* и *wele*, полученным от разных родителей. Никаких следов отталкивания не замечено:

| | |
|---------------------------------------|---|
| <i>sule</i> , <i>wele</i> | 1 |
| <i>sule</i> , <i>awele</i> | 1 |
| <i>asule</i> , <i>wele</i> | 3 |
| <i>asule</i> , <i>awele</i> | 2 |

Опыт 77. В сериях 2344.3850 петух aabb, курица гетерозиготна по генам *sule* и *rete*, полученным от разных родителей. Ожидавшегося отталкивания не намечилось:

| | | |
|---------------------------------------|---|--|
| <i>sule</i> , <i>rete</i> | 0 | Судя по <i>asule</i> , <i>rete</i> , отталки- вания нет. |
| <i>sule</i> , <i>arete</i> | 0 | |
| <i>asule</i> , <i>rete</i> | 2 | |
| <i>asule</i> , <i>arete</i> | 2 | |

Опыт 78. В серии 680.4095 курица гетерозиготна по *sule* и *weque*, полученным от разных родителей. Петух aabb:

| | | |
|--|---|---|
| <i>sule</i> , <i>weque</i> | 0 | Судя по 1-му <i>asule-aweque</i> , отталкивания нет. |
| <i>sule</i> , <i>aweque</i> | 2 | |
| <i>asule</i> , <i>weque</i> | 0 | |
| <i>asule</i> , <i>aweque</i> | 1 | |

Одно общее замечание к сопоставлению вышеизложенных опытов должно быть сделано сейчас же. Исследования Моргана над дрозофилой и др. показывают, что мы всегда должны считаться с возможностью встретиться с генами, которые по своему проявлению будут очень сходны, а по существу будут совершенно различными генами, будут представлять, говоря языком Моргана, мутации или в разных хромосомах или в разных местах одноименных хромозом. Таковы, напр., гены *ebony* и *black*, вызывающие черную окраску, но локализованные в разных хромосомах, таковы гены окраски глаз той же дрозофилы *cinnabar*, *vermilion*, *scarlet* и мн. другие, которые или вовсе неразличимы или различаются друг от друга с достаточным трудом. Повидимому, таковы, напр., очень сходные две белых окраски кур, описанные Бэтсоном (см. впрочем подробности в статье о генетике окраски).

В какой степени мы можем быть уверены в том, что называемые нами одним именем гены в разных породах действительно одни и те же? Ответом на этот законный вопрос должен быть, конечно, эксперимент. Ряд экспериментов в этом направлении нами и был поставлен.

Так, нами был исследован *tifa*-ген, входящий в генотип столь различных пород, как павловские, минорки, английские бентамки. Скрещивания показали, что во всех этих случаях *tifa*-ген один и тот же. Гибриды павловца с минорками оказались *tifa*-гомозиготами. Также гомозиготными по *tifa* оказались и гибриды павловца с английской бентамкой. Между тем, вероятно, бесчисленные поколения отделяют друг от друга ныне живущих павловцев и минорок и бентамок; возможно и даже вероятно, что по крайней мере павловская порода и минорки не скрещивались друг с другом за всю христианскую эру и *tifa*-ген должен был попасть к ним едва ли еще не в Азии (вернее не к этим породам, а к их беспородным предкам). То же следует, вероятно, сказать и относительно *tifa*-гена лангшан, давность отделения которых от средиземноморских минорок и павловцев еще глубже.

Аналогичным образом аллеломорфами оказались баки (*suque*-ген), в тоже достаточно удаленных породах: павловской, орловской и у фаверолей; *tedu*-ген во всех исследованных нами породах оказался одинаковым. В скрещиваниях столь удаленных пород, как павловцы, индубойцовые, фаверолы, минорки и др., во втором поколении нигде не появилось 1/16-й альбиносов, что неизбежно должно было бы произойти в этих обширных скрещива-

ниях, если бы цветности этих пород не соответствовали бы друг другу. Подобные же факты можно было произвести и по отношению ряда других генов. Короче говоря, в наших скрещиваниях мы еще ни разу не встретились с генами-аналогами и наблюдения Бэтсона над *tedu* и *tefa* в этом отношении стоят одиноко. Впрочем и там, судя по его описанию, обе исследованные им альбинотические формы различались между собой уже по внешности.

Однако, несмотря на это, возможность существования генов-аналогов у кур остается возможностью, с которой необходимо считаться. К сожалению, в использованном нами в предыдущих опытах материале не по отношению всех генов были поставлены эксперименты для выяснения идентичности их в разных породах. Чтобы избежать этого слабого места нами в громадном большинстве случаев использовались в разных опытах одни и те же куры. Так, сильно гетерозиготные куры, №№ 640, 641, 653, 659, 663, 669, 1023, различные гибриды с павловским петухом использованы каждая в самых разнообразных опытах, чтобы, насколько можно более, повысить вероятность того, что всюду мы имеем дело с тождественными генами. Только в немногих опытах, напр., в 53-м, этого принципа провести не удалось, но вероятность того, что именно здесь мы встретимся с полимерией, приняв один ген за другой, достаточно ничтожна.

Теперь мы можем вернуться к обсуждению вопроса о том, происходил ли у кур кроссинг-овер при овогенезе? В начале исследования, в 1919—20 г. г., полагая, что у кур 8 пар аутозом мы считали достаточным для решения поставленного вопроса исследование хотя бы лишь 9 генов во всех возможных парных сочетаниях. В настоящее время открытие еще 7 пар мелких хромозом делает этот план уже недостаточным. В таблице сопоставлены уже 19 генов, исследование всех возможных сочетаний которых должно будет решить вопрос окончательно. Однако, это исследование еще не закончено. Если мы ограничимся 16-ю более исследованными генами, среди которых должно было встретиться не менее одной пары генов, сидящих в одной хромозоме, а вероятнее всего 3—4 таких пары, то итог опытов будет таков (откидываем гены *susti*, *tedu* и *sukli*, как исследованные всего слабее). Всего из 16 генов можно образовать попарных комбинаций $= \frac{16 \cdot 15}{2} = 120$, из них исследовано 71 (в те-

чение сезона 1924 г. это число еще повышено рядом опытов *weque-trule*, *sukli-wene* и др. с тем же общим результатом), не исследовано 49. Вероятность того, что ожидаемые 3—4 попарных сочетания случайно не попали в число 71, а попали в число 49, не велика. Однако, сейчас мы увидим, что она хотя и не поддается точному вычислению, еще значительно меньше. Как мы упоминали уже, вновь открытые хромозомы имеют незначительную длину. Некоторые из них в 6—10 раз менее крупных. У дрозофилы мы знаем, что в мелкой IV хромозоме локализовано всего лишь около 1% генов. Если даже по отношению к курице мы пока и не имеем основания идти так далеко, то все же с очень большой долей вероятности можно утверждать, что 16 взятых наугад генов будут локализованы не в 15 хромосомах, а может быть в 7—8, не более. При таких условиях среди 71-го попарного сочетания 16 генов мы должны будем встретить уже значительное число пар и даже троек генов, сидящих в одной хромозоме (около 10).

Если бы у кур при овогенезе не происходил бы кроссинг-овер, то все эти сочетания дали бы абсолютное сцепление или абсолютное отталкивание. Ни одного такого случая мы, однако, не встретили. И поэтому с высокой долей вероятности мы можем утверждать, что у кур кроссинг-овер при овогенезе происходит.

О хромосомах кур

1. ВВЕДЕНИЕ.

После классических работ школы Моргана в основе всякого генетического исследования должно лежать точное знание хромозомного комплекса его объектов. Предпринятая мною, по предложению проф. Н. К. Кольцова, весной 1922 г. работа по переисследованию комплекса хромозом у кур, генетическое изучение коих уже целый ряд лет ведется на Аниковской опытной станции, являлась поэтому вполне своевременной, так как располагая лишь противоречивыми данными Гюйера (Güger, 1909 и 1916), Перля и Боринга (Pearl and Boring, 1914) ни в коем случае нельзя было считать упомянутого комплекса установленным. Противоречия эти указывали, конечно, на технические трудности, которые должны встретиться в предпринимаемой работе, но обилие эмбрионального материала позволяло надеяться на то, что затруднения подобного рода удастся в конце концов устранить, а возможность определения пола эмбрионов на достаточно ранних стадиях развития (см. работу Томсена (Thomsen, 1911) сулила заманчивые перспективы разрешения проблемы о постулируемом, казалось, различии в соматических комплексах хромозом у генетически ясно гетерозиготных самок и гомозиготных самцов.

Надежды эти, как видно из последующего изложения, оправдались.

Работа велась мною в лаборатории Аниковской опытной станции летом 1922 и 1923 г.г.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

Для установления общего характера комплекса употреблялись в начале работы эмбрионы на 3—4 день инкубации, в тканях которых митозы встречаются чрезвычайно часто. Впоследствии, когда общий характер комплекса обрисовался достаточно ясно и необходимо было выяснить, действительно ли намечавшиеся различия связаны с полом, я перешел к фиксации отдельных органов более взрослых, 15—17-дневных эмбрионов, пол коих вполне точно микроскопически устанавливался по гонадам. Помимо кур, мною были обследованы также и некоторые другие птицы из семейства воробьиных.

После многочисленных проб я остановился для фиксации на жидкостях Мевеса, Флемминга, Германа и Сан-Феличе, при чем в последней крепость раствора хромовой к-ты была понижена мною до 1/2%. Другие фиксаторы не дали сколько-нибудь пригодных для подсчета результатов. Для окраски я пользовался сафранином с дифференцировкой лихтгрюн, толуидиновой синью с ализариново-серноокислым натром (глиальный способ Бенда) и железным гематоксилином Гейденгайна с легкой докраской лихтгрюн. Относительно последнего способа, пользующегося, в виду большой оптической резкости доставляемых им картин, широким распространением при работах подобного рода, необходимо отметить, что он нуждается в контроле одним из двух вышеупомянутых, так как при продолжительной дифференцировке наиболее мелкие хромозомы раскрашиваются значительно ранее крупных и могут таким образом ускользнуть от наблюдателя.

III. ФАКТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ.

Мои основные данные могут быть сведены к следующим положениям:

1. Гарнитур соматических хромозом у кур одного и того же пола отличается полным постоянством — во всех

тканях зародыша можно отличить те же характерные его компоненты *).

2. В состав гарнитура входят хромозомы весьма разнообразной длины, между тем как толщина всех хромозом, повидимому, одинакова и равняется приблизительно 0,5 μ . Самые короткие из них могут уложиться в наиболее длинных, достигающих около 3 μ в длину (хромозомы X, x, B и b прилагаемых рисунков), приблизительно 5—6 раз. Основная форма хромозом в соматических клетках прямая палочковидная; разнообразные изгибы, часто наблюдаемые в экваториальной пластинке у более длинных, исчезают во время расхождения дочерних пластинок, когда почти все хромозомы выпрямляются.

3. Расположение компонентов не стесненной размерами клетки диплоидной экваториальной пластинки отличается вначале, когда хромозомы лежат очень близко друг к другу, большой правильностью и постоянством. Характерным здесь является расположение более крупных элементов кольцом, внутри которого лежат более мелкие. Элементы кольца располагаются по большей части радиально. Помимо этого весьма важно отметить, что в такой только-что сформировавшейся экваториальной пластинке, равно как и в пластинках дочерних, можно довольно легко найти симметрию в расположении правой и левой половин являющихся зачастую (у самцов) полным зеркальным изображением друг друга. Этим значительно облегчается нахождение пар, по крайней мере, для более крупных хромозом, расположенных кольцевидно. На рис. 1 и 2 этой работы парные хромозомы правой и левой стороны отмечены соответствующими большими и малыми буквами.

4. Постоянство расположения и элементы симметрии могут быть в известной мере прослежены и в толстой спире, развертывающейся, по растворении ядерной оболочки, весьма правильно, наподобие расправляющегося парашюта; крупные элементы кольца располагаются при этом как бы по швам клиньев упомянутого аппарата, а мелкие занимают центр фигуры. Между концами хромозом можно наблюдать в это время связь при посредстве тончайших нитей. По мере развертывания спирали и превращения ее в экваториальную пластинку, связь эта постепенно нарушается; первыми разрушаются перемычки между периферически расположенными концами элементов внешнего кольца, а их центральные концы и мелкие хромозомы, лежащие внутри круга, остаются связанными долее. После исчезновения перемычек во всей фигуре, первоначальная ее правильность несколько нарушается, при чем некоторые более мелкие элементы, входившие в состав кольца, часто в том или ином количестве вталкиваются внутрь его. После этого расположение хромозом в пластинке делается менее тесным и подсчет числа их, ранее неосуществимый, становится возможным (рис. 1 и 2).

5. Расщепление хромозом совершается весьма быстро и расщепившиеся элементы сейчас же начинают расходиться, чем объясняется то, что пластинки с удвоенным диплоидным числом встречаются весьма редко. При расхождении хромозом, действием тянущих нитей веретена в дочерних пластинках снова восстанавливается правильность их расположения, несколько нарушенная перед расщеплением.

6. Подсчет числа хромозом у кур, в виду их крайней мелкости и сравнительной многочисленности, является

*) За исключением, быть-может, некоторых исключительных случаев, предвидимых генетическим анализом. Обследованию их автор намерен посвятить особую работу совместно с проф. А. С. Серебровским.

весьма трудным. Однако, на основании совпадающих подсчетов ряда материнских и дочерних пластинок, я убедился в следующем.

А) У гомозиготного пола, каким у птиц, как уже указано выше, является мужской, число хромозом в соматических клетках равняется 32 (см. рис. 1). Тот же комплекс, со всеми его особенностями, имеется также в первичных семенных клетках и сперматогониях молодых и половозрелых самцов.

В) У гетерозиготного женского пола соматический комплекс хромозом без сомнения отличается от соответствующего комплекса самцов тем, что в нем отсутствует одна из наиболее длинных хромозом; вместо нее имеется весьма мелкий непарный элемент, не всегда ясно отличимый в экваториальной пластинке (рис. 2, у).

С) Таким образом комплекс самца = 30 аутосомам + 2X, а комплекс самки = тем же 30 аутосомам + X + Y. Сравнение обоих комплексов показывает, что X-хромозомы принадлежат к числу наиболее длинных и залегают в экваториальной пластинке самца рядом с другим крупным элементом, хромозомой B (соотв. b другой стороны) у верхнего конца оси, делящей эту пластинку на правую (отцовскую) и левую (материнскую) части. У самца в течение всего митоза поведение обоих X-элементов ничем не отличается от поведения аутосом и соседство их с элементами B и b не нарушается. У самки единственная X-хромосома не имеет пары; в только-что сформировавшейся экваториальной пластинке она все же, повидимому, всегда помещается сначала между элементами B и b, но затем часто вытесняется с этого места (быть может, взаимным притяжением этих двух аллеломорфных элементов) и может занять тогда уже любое положение (см. рис. 2), иногда совершенно изолированное. Обстоятельство это делает экваториальные пластинки в соматических клетках самок часто менее правильными.

7. Комплексы обследованных воробьиных оказались в общих чертах весьма сходными с тем, что описано для кур; это позволяет нам с известной долей вероятности предположить, что данный характер комплекса широко распространен у птиц.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Уже после того, как настоящая работа была закончена, результаты ее доложены на семинарии сотрудников Аниковской станции, а рисунок комплекса хромозом курицы помещен среди других экспонатов этой станции на Всероссийской сельско-хозяйственной выставке, в мои руки попали две работы, подтверждающие часть данных, изложенных мною выше. Одна из этих работ — заметка мисс Бoring (Boring, 1923), опубликовавшей рисунки покойной мисс Стивенс (Stevens), относящиеся к сперматогенезу у петухов. На рис. 2 этой заметки, изображающем комплекс хромозом в сперматогонии, можно счесть также 32 хромозомы, а на рис. 1 и 2 —

уловить лишь слегка искаженный, не вполне совершенной фиксацией общий характер комплекса, мною только-что описанный. Это первое для кур совпадение между цифровыми данными, приводимыми двумя авторами, делает их, конечно, более достоверными, чем противоречивые указания предшественников. В рисунках мисс Стивенс, так же как и в настоящей работе, намечены пары хромозом. С ее пониманием комплекса в этом отношении я, однако, согласиться отнюдь не могу, т. к. уловленная мною явственная двухсторонняя симметрия пластинки не мирится с ее обозначениями.

В упомянутой заметке Бoring-Стивенс нет ничего о женском комплексе; нет, насколько мне известно, и никаких других работ, констатирующих различия в соматических комплексах у птиц. Зато работа Пайнтера (Painter, 1923) указывает на различие в соматических комплексах самцов и самок опоссумов. Если в работах, отмечающих присутствие половых хромозом в сперматогенезе и овогенезе позвоночных и наличие двух сортов половых клеток у гетерозиготного пола уже нет недостатка, то в отношении разностей соматических комплексов у самцов и самок позвоночных упомянутая работа Пайнтера является первой, а данные, добытые мною в настоящей работе для представителей другого класса — вполне с ней согласуются **); различие, помимо числа хромозом, имеется лишь в том, что у опоссумов, как и других млекопитающих, гетерозиготным полом является мужской.

Я не сомневаюсь в том, что дальнейшие работы, посвященные изучению соматических комплексов хромозом у самцов и самок позвоночных, быстро удлинит пока столь короткий список форм, у которых подобные различия наблюдаются.

Мне очень приятно отметить в конце этой работы, что данные о различии в соматических комплексах у самцов и самок вполне согласуются со взглядами, высказывавшимися проф. Н. К. Кольцовым в то время, когда в нашем распоряжении не имелось на то еще никаких фактических указаний, а равно и то, что изложенные выше данные о величине половых хромозом кур дают хорошее совпадение с тем представлением, какое создалось о них на основании генетического анализа кур у проф. А. С. Себровского.

Столь же приятно мне выразить здесь мою глубокую благодарность за самое предупредительное отношение к моей работе администрации Аниковской станции в лице заведывавшего ею проф. В. Н. Лебедева и живейшую признательность сотруднице той же станции Н. Г. Савич за деятельную и ценную помощь при определении пола эмбрионов и работе по инкубации.

Прилагаемые рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата Аббэ при иммерс. апохромате 2 м. м. Цейса и комп. окуляре 18 на высоте рабочего стола. При репродукции они увеличены приблизительно в 2 раза.

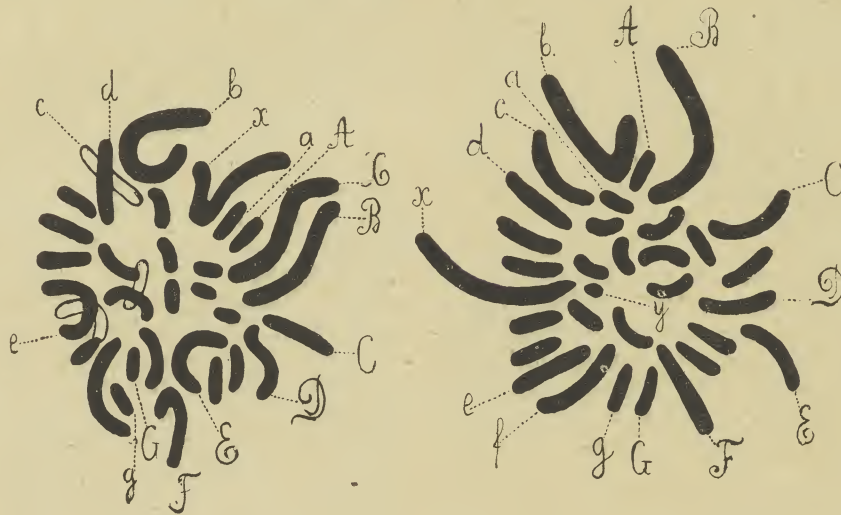


Рис. 1 *).

Рис. 2.

*) Крупная хромосома, лежащая в нижне-левом углу рисунка, должна быть обозначена буквой f.

**) В настоящее время эти данные подтверждаются для кур появившейся в мае 1924 г. работой Хенсе (R. T. Hance. The somatic chromosomes of the chick and their possible sex relation. Science, vol. 59, № 1532). Отмечая у самок отсутствие одной из двух длинных половых хромозом, он не дает, однако, точного под-

счета комплекса, полагая, что число компонентов его лежит между 35 и 40. Причины такой неточности и некоторого расхождения в подсчете с вышеизложенными данными Стивенс и моими кроются, по всей вероятности, в применявшихся Хенсе технических приемах, осанавливаться на коих здесь было бы неуместно. (Добавлено при корректуре).

Генетика скорости оперения кур

Генетика скорости оперения кур—вопрос совершенно новый. Нигде ни в русской, ни в иностранной литературе нет данных по этому вопросу. Правда, в некоторых книгах по куроводству есть небольшие заметки по оперяемости различных пород, но эти указания настолько беглы, что не могут иметь сколько-нибудь существенного значения. А между тем она имеет большое практическое значение, она связана с большим или меньшим покровом пера, что очень важно применительно к тому или другому климату. Так, кохинхины, брама, лангшан и другие породы, имеющие пышный покров пера и медленно оперяющиеся, менее выносливы в нашем климате, чем породы, имеющие гладкое прижатое оперение, которые быстрее достигают полного развития пера. Впервые исследование генетики скорости оперения было начато А. С. Серебровским и М. Г. Богоявленской-Лебедевской на генетической Тульской станции, а потом, с соединением этой станции с Аниковской, продолжалось здесь мною. Генетическое исследование скорости оперения ставит своей целью:

1. Генетический анализ оперения различных пород кур, т.-е. выяснение тех или иных генов, входящих в наследственную формулу и заведующих тем или другим типом оперения.

2. Выяснение взаимоотношений этих генов друг с другом и с другими генами, т.-е. отыскание места их на плане хромозом.

3. Выяснение хозяйственного значения различных типов оперения, т.-е. выяснение генов оперения, вредных и полезных в хозяйственном отношении.

Методы наблюдения. Стремясь работать с массовым материалом, необходимым при генетическом исследовании, мы должны были составлять подробные описания скорости оперения для каждого цыпленка. Так как различные части тела одеваются пером в различное время, то эти описания приходилось растягивать на довольно длинный срок—до двух месяцев, а иногда и больше, производя свои наблюдения до полного оперения. Начинать описания приходилось довольно рано, так как разница в оперении проявляется уже в первые дни их жизни. В результате был установлен такой метод. С третьего дня жизни ежедневно описывалась степень оперяемости цыпленка до десятого дня, с 11-го по 20-й день описания производились через день; с 21-го по 40-й описания производились один раз в четыре дня, а с 41-го по 72-й день—один раз в восемь дней. Таким образом, если цыпленок оставался жив, то описания его оперения составлялись для следующих дней: 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, $\frac{11}{12}$, $\frac{13}{14}$, $\frac{15}{16}$, $\frac{17}{18}$, $\frac{19}{20}$, $\frac{21}{24}$, $\frac{25}{28}$, $\frac{29}{32}$, $\frac{33}{36}$, $\frac{37}{40}$, $\frac{41}{48}$, $\frac{42}{56}$, $\frac{57}{64}$, $\frac{65}{72}$, $\frac{73}{80}$ и так до полного оперения. При этом описывались отдельно различные части тела. Так, описывалось развитие маховых перьев, развитие

хвоста, оперение плечей (paraptera), развитие перьев области зоба, областей бока, бедер, спины, крестца и головы. Самая первая отметка о появлении пера делалась тогда, когда раздув пух можно было увидеть появившиеся пеньки. Эта стадия записывалась—«пеньки в пуху». Затем отмечался момент, когда пеньки начинали лопаться на концах, что так и отмечалось—«пеньки лопнули». Вскоре на конце такого лопнувшего пенька развевывалось маленькое опахало характерной треугольной формы. Эта стадия называлась «кисточкой», и, наконец, когда эта треугольная форма пропадала, обозначалось уже как «перышко». При описании оперения маховых перьев наблюдалась и длина их: пригибая сложенную ножку цыпленка к телу, отмечалось, когда маховые перья достигали основания плюсны, заходили за основание плюсны, достигали $\frac{1}{2}$ пл., $\frac{2}{3}$ плюсны и, наконец, достигали «до пят». Далее отмечалось, когда маховые перья достигали «до хвоста» и, наконец, заходили «за хвост».

При изучении быстроты оперения мы пользовались не качественным, а количественным методом. Правда, здесь приходилось иметь дело, главным образом, не с числом,

а с определенными стадиями пера, но с этими стадиями мы оперировали как с числами. Количественным методом приходится пользоваться в генетике при исследовании всех сельскохозяйственных признаков: при изучении яйценоскости, роста, свойств крови и др. Преимущество этого метода—большая точность, но здесь, как и всегда при количественном изучении, возникает и много затруднений, а именно: 1) трудность самого исследования, 2) меньшая устойчивость количествен-

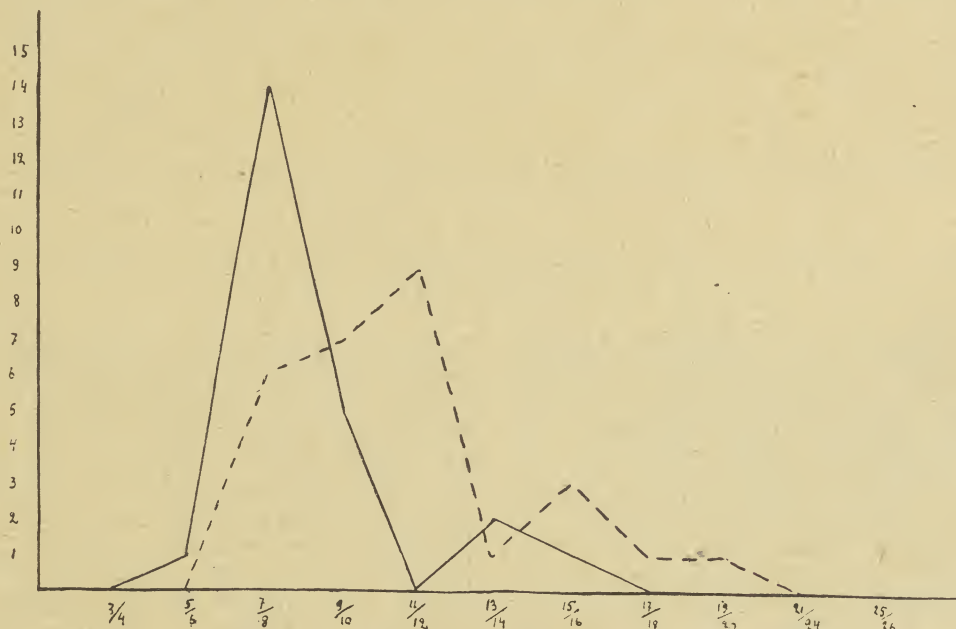


Рис. 1. Распределение цыплят-бентамок, достигших стадии развития «крылья до хвоста», по возрасту: сплошная линия—майские выводки, пунктирная линия июнь-июльские выводки, абсцисса—возраст цыплят; ордината—число цыплят.

ных признаков, 3) трансгрессивная изменчивость.

При составлении общей картины оперения для какой-либо породы пришлось встретиться с рядом затруднений. Даже в пределах одной и той же чистой породы были очень большие колебания в развитии оперения для определенного возраста цыплят. Это зависит, конечно, от состояния здоровья отдельного цыпленка, а также от разнообразия внешних условий, в которых воспитывались цыплята. Все различия условий, которые влияют на разницу в скорости оперения, учесть очень сложно—это требует специального исследования. Укажем только некоторые из них, наиболее существенные. Во-первых, наседковые и инкубаторские цыплята развивались неодинаково. Наседковые развивались быстрее инкубаторских, опережая их на неделю и больше. Здесь сказались, конечно, и самый искусственный вывод цыплят и искусственное их воспитание, при котором трудно создать при современных условиях вполне нормальные условия развития цыпленка. Во-вторых, цыплята ранних и поздних выводков развивались различно. Это влияние сезона сказывалось.

главным образом, на более поздних стадиях развития, хотя иногда уже было заметно и в первые дни их возраста. На рис. 1 изображены кривые маховых перьев бентамок на стадии „до хвоста“. На абсцисс оси отложен возраст цыплят и на оси ординат — количество цыплят. Сплошная кривая — кривая бентамок вылупившихся 2, 5, 17 и 22/V, кривая пунктиром — те же бентамки, вылупившиеся 20 и 28/VI и 7/VII. Здесь видно, что цыплята выводков второй половины июня и начала июля достигают этой стадии преимущественно на 9—12 день, тогда как бентамки выводков первой половины мая достигают преимущественно на 7—8 день. Как те, так и другие цыплята воспитывались в одинаковых искусственных условиях и потому эту разницу приходится отнести к влиянию сезона.

Различие в темпе оперения, вызванное влиянием внешних условий, несомненно велико, поэтому при изучении природы

скорости оперения какого-либо цыпленка приходится их строго учитывать. Однако является все же очевидным, что цыплята различных пород оперяются с неодинаковой скоростью и эта скорость оперения несомненно наследственного значения. На рис. 2-м изображены кривые развития маховых перьев одного и того же выводка от 6/VI—1922 г. на десятый день их развития. На

оси абсцисс отложены соответствующие стадии (1—до основания плюсны, 2—за основание плюсны, 3— $1\frac{1}{2}$ плюсны, 4— $2\frac{2}{3}$ плюсны, 5—до пят, 6—за пятки, 7—до хвоста и 8—за хвост). На оси ординат — количество цыплят. Сплошная линия — все цыплята. Резкая двуворшинность кривой показывает неодинаковую скорость развития маховых перьев у различных цыплят: у одной группы развиваются медленно, достигая на 10-й день второй стадии, а у другой группы — 6-ой и 7-ой стадии. Кривая из точек — отдельно быстро оперяющиеся породы, кривая черточками — отдельно медленно оперяющиеся породы. Очевидно, что цыплята различного происхождения, выведенные и воспитанные в одних и тех же условиях, очень разнятся по скорости своего оперения и эту разницу приходится отнести к природе оперения той или иной породы.

1. ВАРИАЦИЯ.

Типы оперения. По скорости оперения чистые породы, которыми располагала станция, распадается прежде всего на три основных типа:

1. Породы, оперяющиеся быстро.

Сюда пришлось отнести бентамок, английских бойцовых, минорок, индийских бойцовых, павловских, беспородных русских кур.

2. Породы, оперяющиеся медленно.

Сюда относим преимущественно породы тяжелые, происшедшие из Азии, кохинхины, брама, лангшан и их производные куропатчатые виандотты и плимутроки *).

*) Золотистые виандотты оперяются гораздо быстрее куропатчатых виандоттов, опережая их на 1—2 недели; полового диморфизма в их оперении не наблюдалось и по своему развитию они отставали от типичных быстро оперяющихся пород, поэтому отнесли их к тому или иному типу оперения пока не представляется возможным.

3. Породы, оперяющиеся диморфно, т.е. с неодинаковой скоростью для петухов и кур. В то время как петухи оперяются очень медленно, куры оперяются гораздо быстрее, подходя по скорости оперения к быстро оперяющимся породам. Сюда можно отнести фавероль, орпингтон и белых виандоттов.

Относительно орловской породы пока сказать что-либо определенное не приходится на основании того незначительного материала которым располагала станция. Нам приходилось наблюдать развитие оперения 4♂♂ и 1♀, при этом замечалось, что курочка оперяется быстрее петухов, но этот половой диморфизм в скорости оперения не так резок, как у типичных диморфных пород, и по скорости оперения они ближе всего подходили к типу быстро оперяющихся пород. Надо отметить, что курочка находилась в лучших условиях развития, чем петухи, — возможно, что это и определяло ее более быстрое развитие оперения.

Эти понятия „медленно“ и „быстро“, конечно, схематичны, так как внимательное изучение показывает, что и в пределах одного и того же типа оперения существует известное разнообразие. Ангلوبойцовые, например, оперяются по тому же быстрому типу, как и бентамки, но между этими породами можно установить все-таки ряд характерных различий, несомненно, наследственного значения. Так, англобойцовые оперяются все-таки в некоторых частях тела несколько медленнее бентамок и в своем оперении проходят весьма характерную стадию, которую можно назвать „кондоровидной“, так как в это время цыпленок оказывается одетым пером по всему телу, а голова его лишена перьев и даже пух к этому времени с нее совершенно исчезает. Подобной кондоровидной стадии бентамки не проходят, или она у них выражена гораздо слабее. Точно также и в других типах оперения существуют определенные различия в пределах пород одного и того же типа.

Таблицы 3-11 — изображают развитие пера на различных частях тела: крыло, хвост, paraptera, бедра, бока, зоб, спина, крестец и голова. По оси абсцисс откладывается возраст цыплят в днях, а по оси ординат стадии развития оперения. Здесь на всех таблицах видно, что кривые быстро оперяющихся пород (бентам, англобойцы ♂♂ и ♀♀) идут выше, кривые медленно оперяющихся пород (кохинхины, виандотты ♂♂ и ♀♀) и петушков диморфно оперяющихся пород (фавероль и орпингтон ♂♂) идут ниже; кривые



Рис. 2-а Контур курицы золотистой виандотт. курочек диморфно оперяющихся пород (фавероль и орпингтон ♀♀) занимают промежуточное положение

ние *). При этом получается такая последовательность пород по скорости оперения от быстрых к медленным: 1) бентам, 2) англобойцы, 3) орпингтон ♀♀, 4) фавероль ♀♀, 5) орпингтон ♂♂, 6) виандотты ♂♀, 7) фавероль ♂♂ и 8) кохинхины ♂♀. Такая последовательность проходит почти одинаково на кривых всех частей тела, что заставляет предполагать, что скорость всего оперения зависит от общего фактора, задерживающего или ускоряющего развитие оперения всех частей тела определенной породы. Кривые таблицы 12 изображают развитие маховых перьев на стадии «до пят» представителей всех трех типов оперения (англобойцы,

орпингтон и виандотты куропатчатые). На оси абсцисс отложен возраст цыплят в днях, а на оси ординат—количество цыплят. Как здесь, так и в последующих сравнениях развития оперения берется развитие маховых перьев, как наиболее изученное, и на стадии «до пят», как наиболее определенной стадии.

Медленно-оперяющиеся, как и диморфно-оперяющиеся породы отличаются от быстро-оперяющихся пород целым рядом характерных признаков. Еще в пуху цыплята как медленно-оперяющихся, так и диморфных пород отли-

13

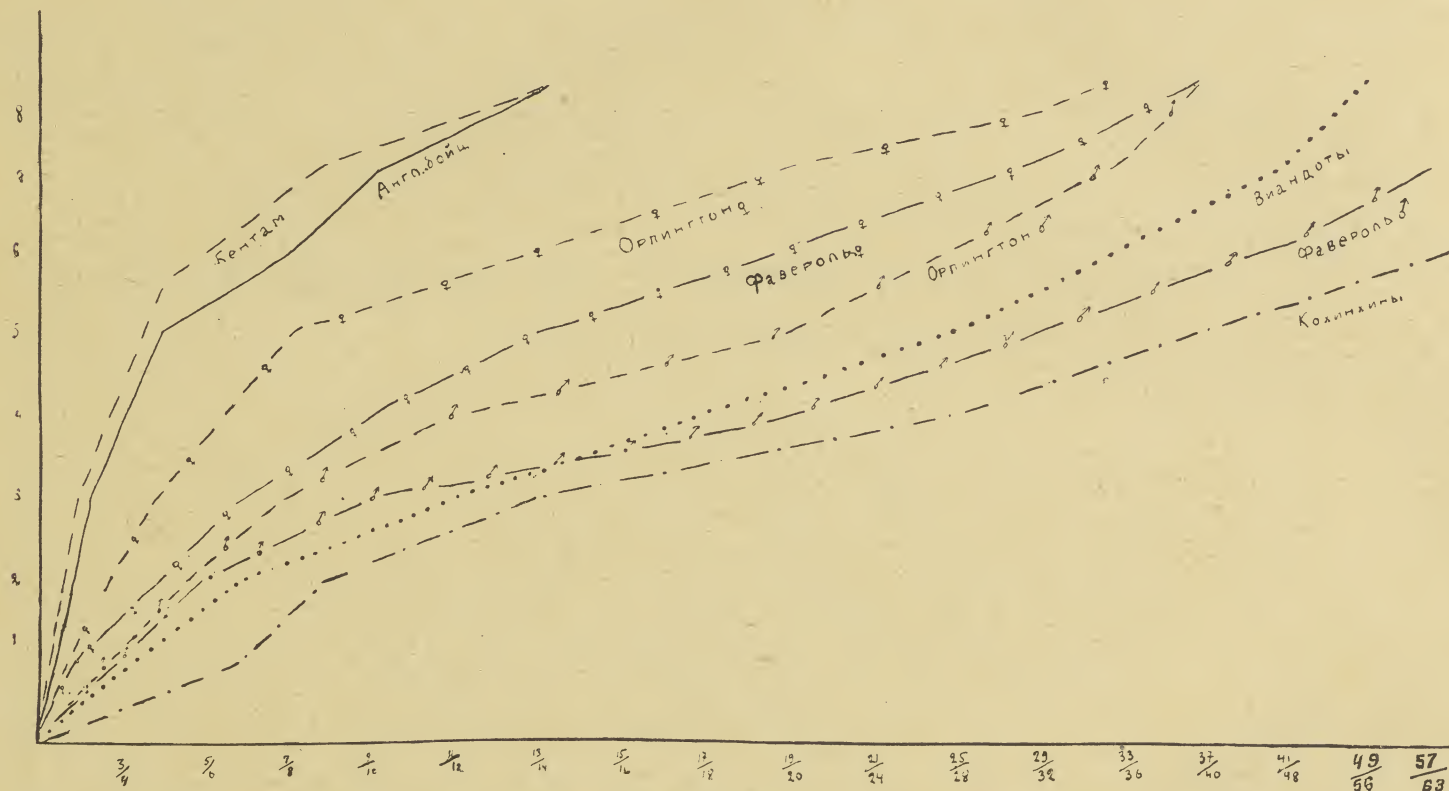


Рис. 3. Развитие маховых перьев первого порядка. Абсцисса—возраст в днях, ордината—стадии развития крыла (см. текст).

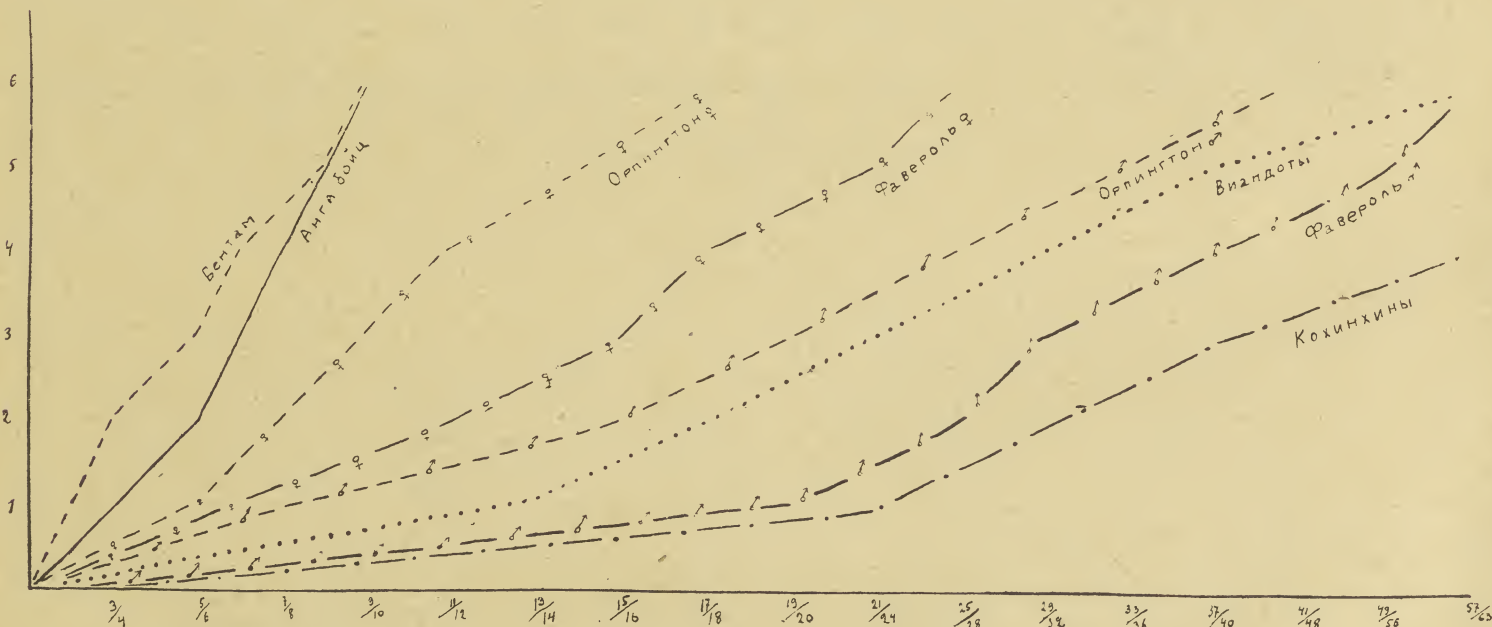


Рис. 4. Развитие хвоста у разных пород кур. Абсцисса—возраст цыплят в днях, ордината—стадии развития.

чаются от быстро-оперяющихся более длинным пухом, особенно на голове и шее. Во взрослом состоянии они имеют более пышное оперение, которое особенно заметно в области шеи и бедер, тогда как быстро-оперяющиеся

породы имеют гладкое прижатое оперение. Это ясно заметно на контурах кур (см. рис. 13). Контурные эти составлялись следующим образом: зарисовывался контур курицы в пере, потом спицей измерялась толщина покрова

*) Необходимо указать, что фавероль, кохинхины и виандотты имели очень незначительное потомство, так что точное положение их кривых пока определить невозможно, тем более,

что большинство из них было позднего выводка. Наиболее разработанными являются кривые англобойцовых, бентам и орпингтон.

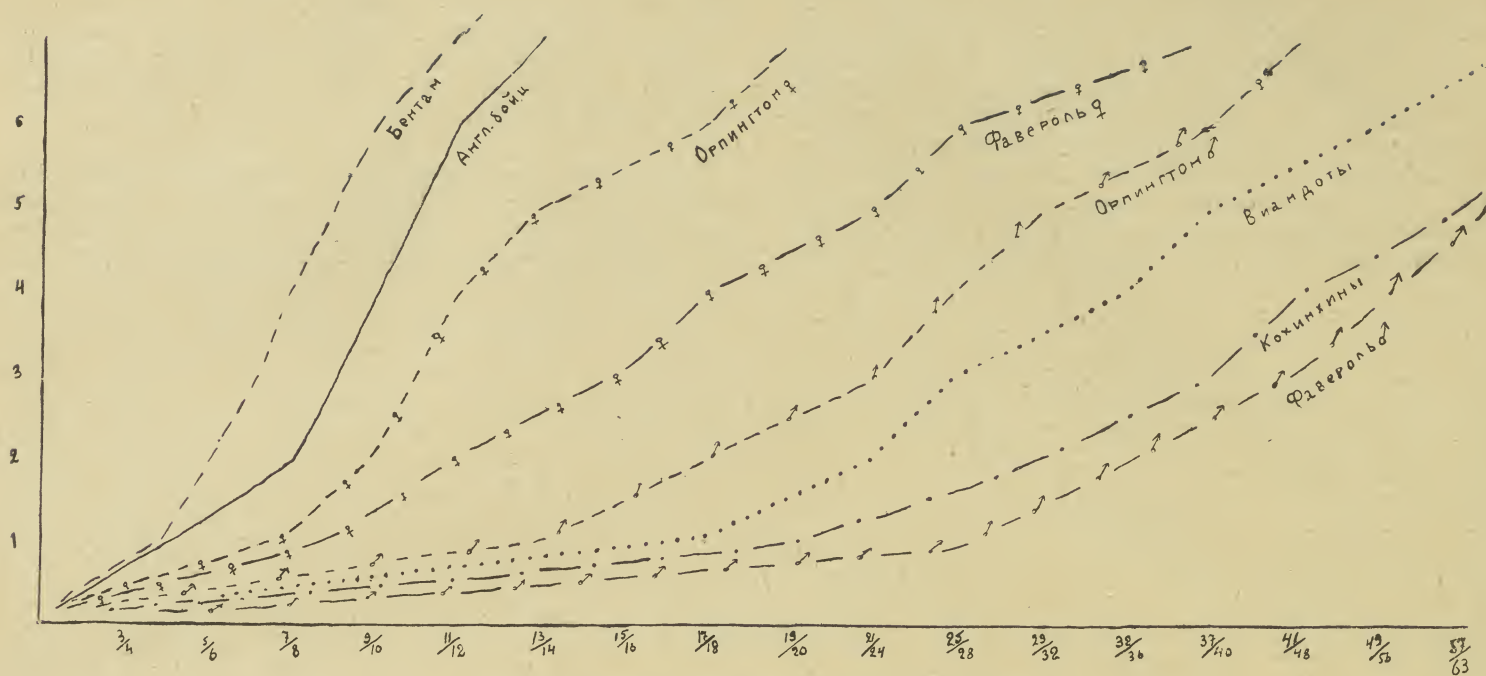


Рис. 5. Развитие оперения на плечах (paraptera).

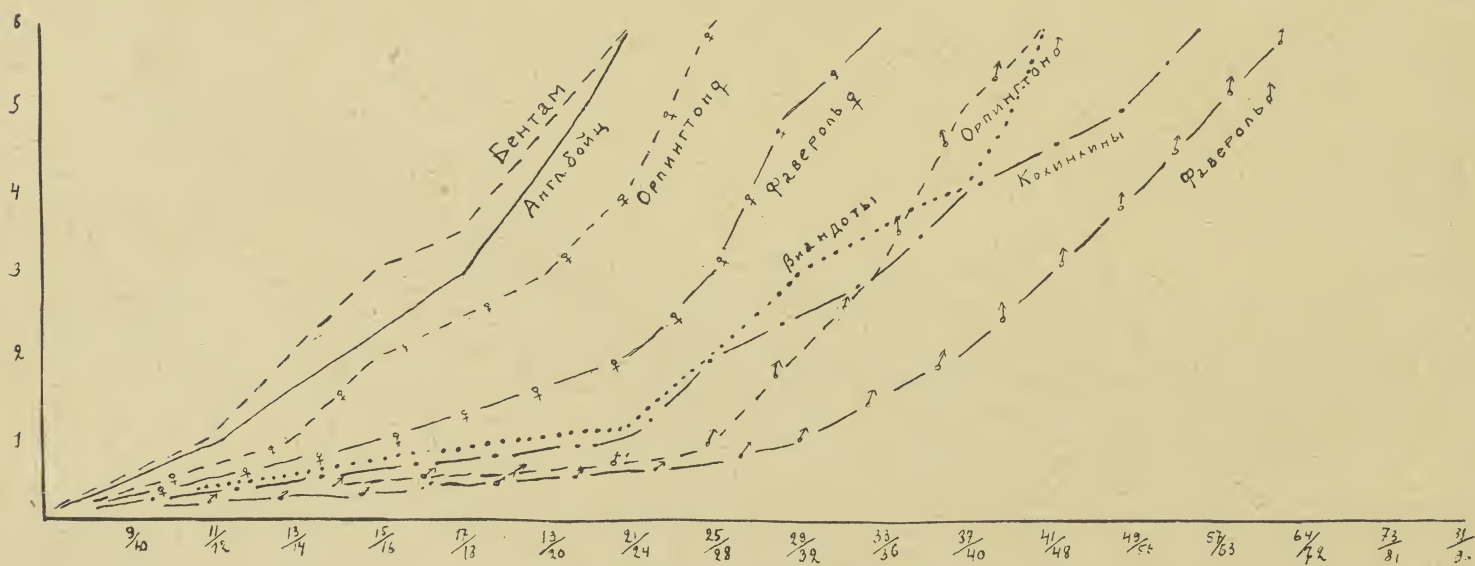


Рис. 6. Развитие оперения на бедрах.

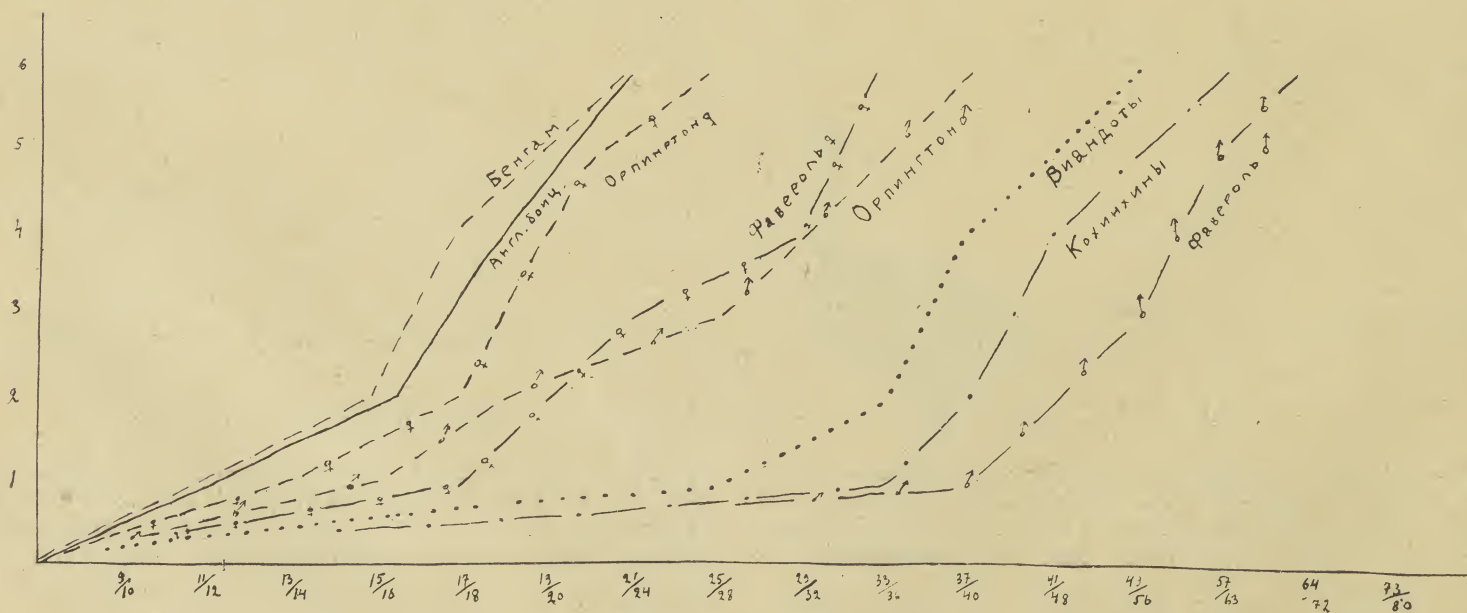


Рис. 7. Развитие оперения на боках.

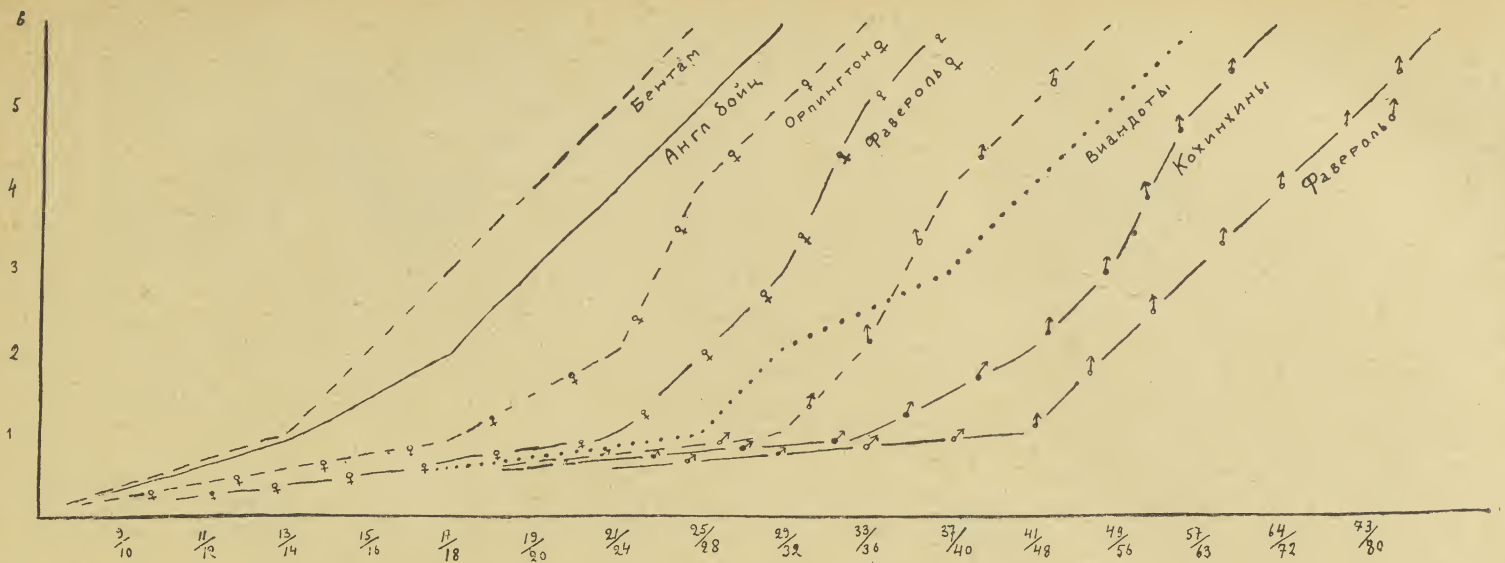


Рис. 8. Развитие оперения в области зоба у цыплят разных пород.

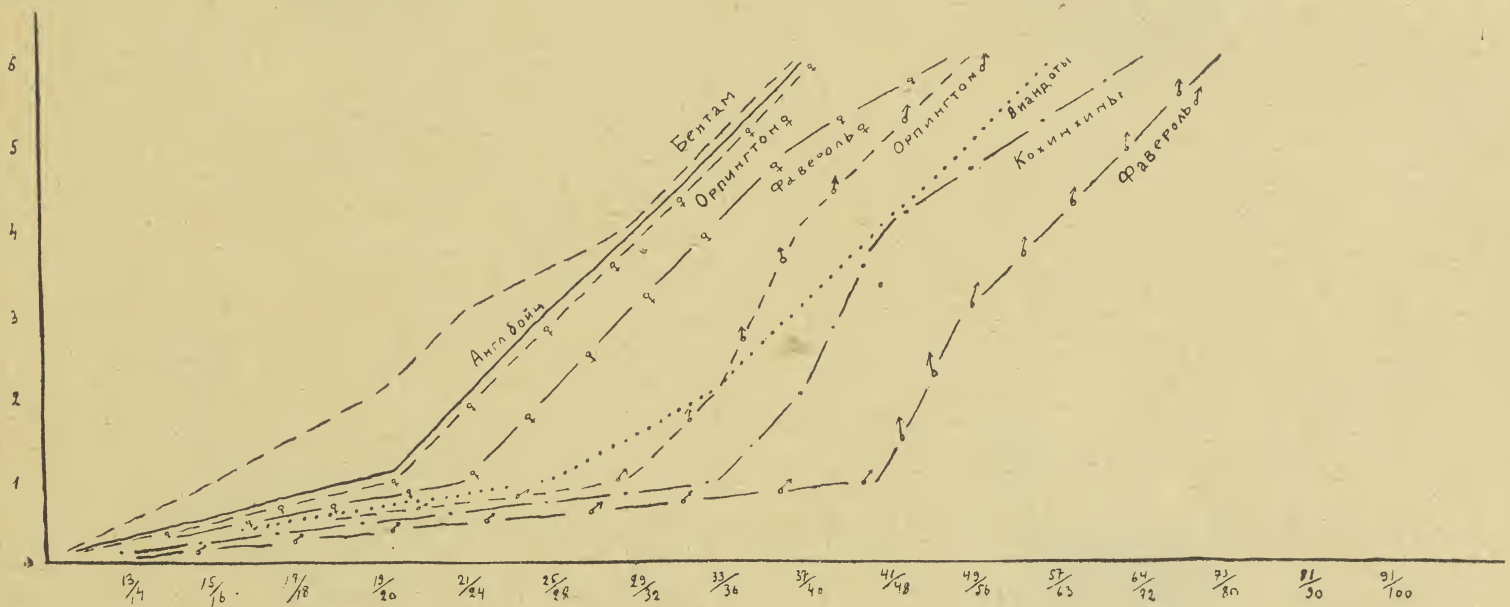


Рис. 9. Развитие оперения на спине.

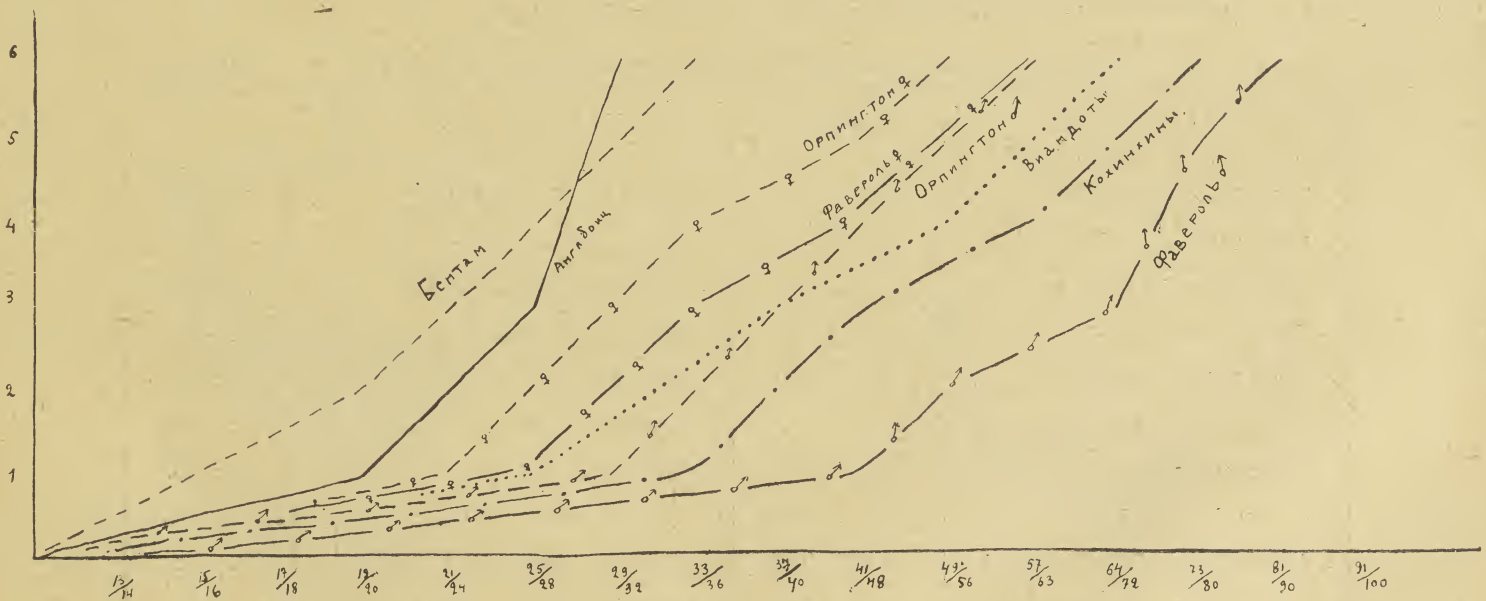


Рис. 10. Развитие оперения на крестце.

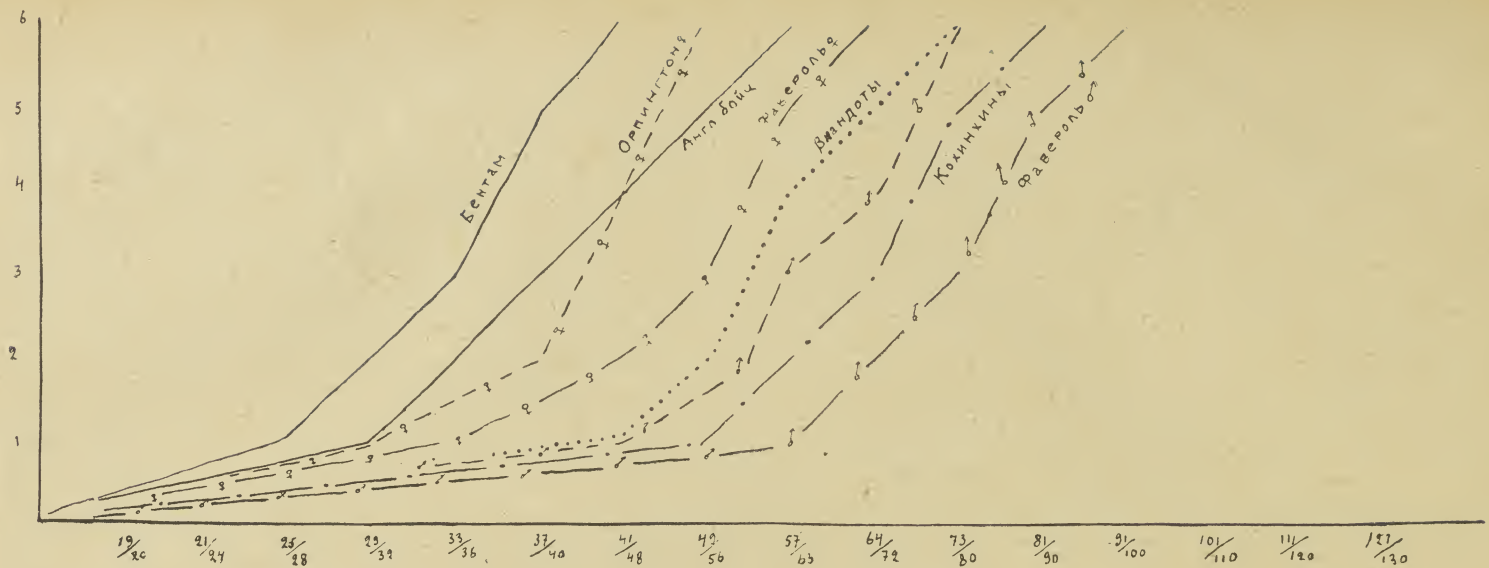


Рис. 11. Развитие оперения головы цыплят разных пород.

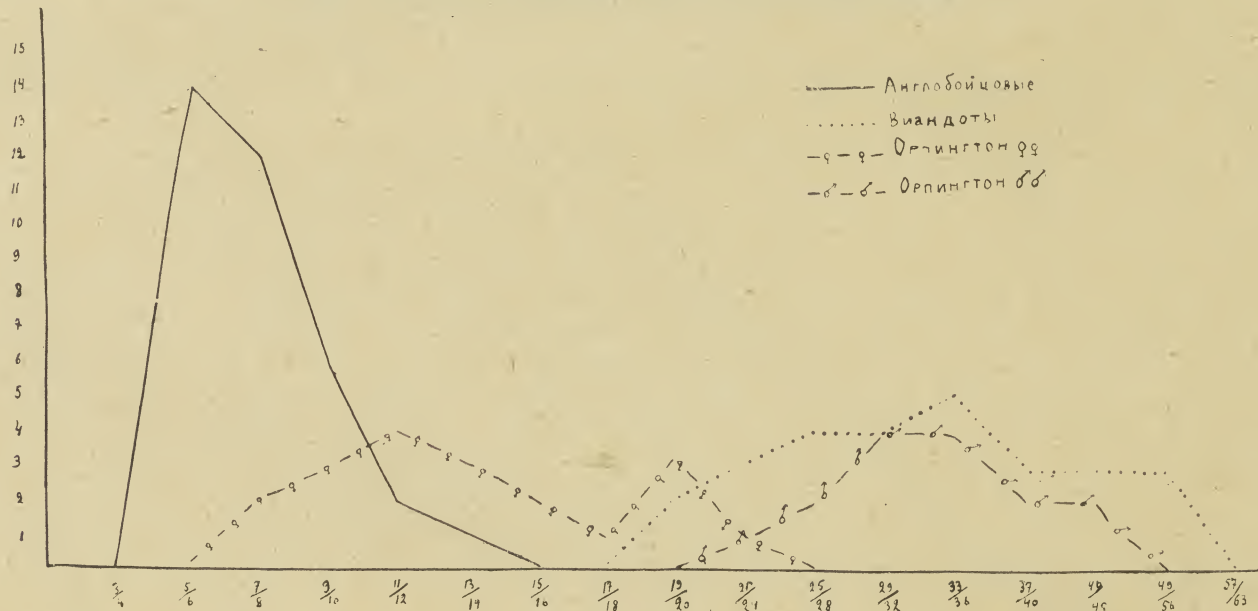


Рис. 12. Распределение по возрасту цыплят англобойцовых, куропатчатых виандот и орпингтон-буфф, достигших стадии «крылья до пяти».

пера и соответственно этим измерениям зарисовывался контур тела. Таким образом, белая кайма является показателем толщины покрова пера той или иной курицы. Самые перья покрова у медленно-оперяющихся пород длиннее и шире, чем у пород быстро-оперяющихся. Кроме того, они более рыхлой конструкции. Для выяснения этой рыхлости подсчитывалось количество боронок,

отходящих от ствола в сплошной части пера спины на протяжении одного сантиметра. Для каждой курицы производилось от 18 до 20 подсчетов. При этом подсчеты делались с обеих сторон ствола и разница этих двух подсчетов обыкновенно колебалась от 0 до 2-х. Следующая таблица была составлена на основании 464 подсчетов (табл. I):

Количество боронок, отходящих от ствола в сплошной части пера спины.

Таблица I.

| П О Р О Д А. | М ± m | П О Р О Д А. | М ± m |
|--------------------------------|--------------|--------------------------------|--------------|
| Индо-бойцовая № 15 ♀ . . . | 29,65 ± 0,31 | Орловск.-фавер. F, № 2337 ♀ . | 25,21 ± 0,03 |
| Минорка № 49 ♀ | 29,64 ± 0,31 | Фавероль № 27 ♀ | 24,92 ± 0,33 |
| Беспородная № 1985 ♀ . . . | 29,50 ± 0,62 | Фавероль-беспор. № 668 ♀ . | 24,78 ± 0,19 |
| Павловский № 95 ♂ | 29,25 ± 0,29 | Кохинхин № 3264 ♀ | 24,48 ± 0,37 |
| Англо-бойцовая № 1014 ♀ . . | 28,75 ± 0,48 | Фавероль № 42 ♀ | 24,25 ± 0,32 |
| Бентам № 22 ♀ | 28,50 ± 0,20 | Орловская № 686 ♀ | 24,39 ± 0,17 |
| Орловская № 640 ♀ | 28,28 ± 0,31 | Фавероль № 137 ♀ | 24,07 ± 0,37 |
| Бентам № 618 ♂ | 28,12 ± 0,23 | Куропат. вианд. № 622 ♀ . . | 24,11 ± 0,15 |
| Англо-бойц. × бесп. № 3303 ♂ . | 28,00 ± 0,25 | Беспородн.-фавероль № 1023 ♀ . | 24,00 ± 0,25 |
| Павловск.-инд. F, № 2125 ♀ . | 28,19 ± 0,19 | Павл.-фавероль F, № 2046 ♀ . | 23,38 ± 0,31 |
| Плимутрок № 692 ♀ | 27,30 ± 0,30 | Орпингтон № 1990 ♀ | 23,11 ± 0,45 |
| Золотист. вианд. № 664 ♀ . . | 25,17 ± 0,42 | | |

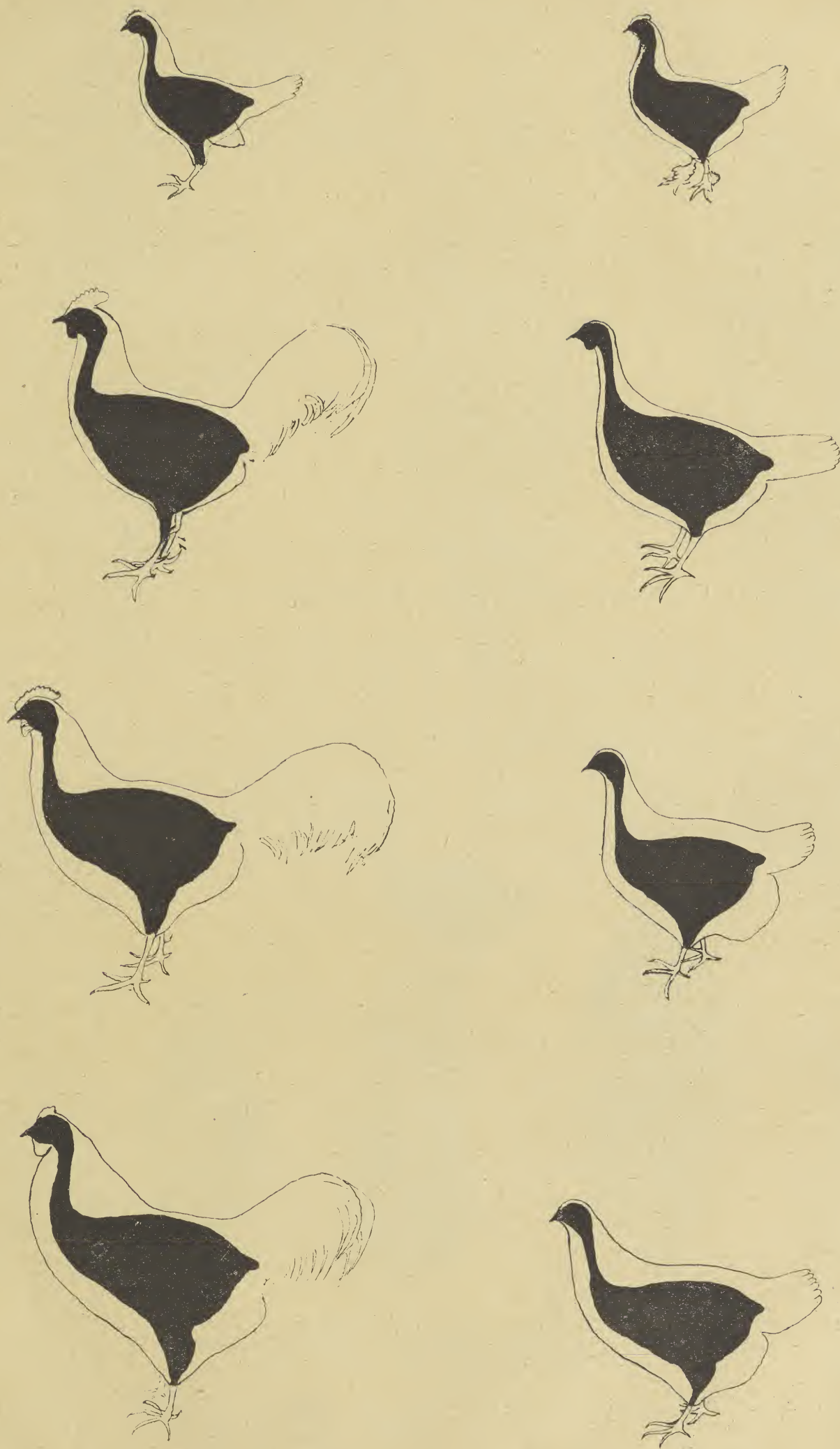


Рис. 13. Контуры кур различных типов оперения. Верхний ряд—бентамки, нормальное оперение; второй ряд—английские бойцовые, плотное оперение; третий ряд—орпингтон и фавероль, диморфное оперение; нижний ряд—куропатчатые виандотты и гибрид брама-виандотт, азиатское оперение.

Из этой таблицы видно, что быстро-оперяющиеся породы—минорка, беспородная, павловская, бентам и англобойцовая имеют наибольшее число боронок, тогда как медленно-оперяющиеся—кохинхин, куропатчатый виандотт и диморфно-оперяющиеся—фавероль, орпингтон—имеют наименьшее число боронок, т.е. бороночки расположены у быстро-оперяющихся пород чаще, чем у диморфно- и медленно-оперяющихся пород. На рис. 14 изображена кривая

числа боронок различных пород. На оси абсцисс количество боронок соответственно следующим классам: 1-ый кл. от 23 до 23₉, 2-ой 24—24₉, 3-ий 25—25₉, 4-ый 26—26₉, 5-ый 27—27₉; 6-ой 28—28₉, 7-ой 29—29₉, на оси ординат количество случаев, принадлежащих к определенному классу. Эта резкая двугорбинность кривой показывает, что все породы распадается на 2 группы: к первой относятся медленно- и диморфно-оперяющиеся породы, ко второй—быстро-оперяющиеся породы. Исключение составляет как бы плимутрок, который находится на границе второй группы. Сравнивая добавочное перышко различных пород мы замечали, что у медленно-оперяющихся и диморфных пород оно пышнее и длиннее, чем у быстро-оперяющихся пород. На рис. 15 и 16 изображены перья бедра кохинхин-беспородной 3264♀, орпингтон 1994♀, виандотт 020♀, англобойцовой 1020♀, бентам 22♀ и индубойцовой 15♀. Иногда у некоторых быстро-оперяющихся пород (особенно это заметно у англобойцовых и индо-павловских), попадают перья с довольно

длинным добавочным перышком, так что сказать, что пышное добавочное перышко исключительно присуще медленно-оперяющимся породам нельзя, но в массе оно крупнее у медленно-оперяющихся и диморфных пород. Надо заметить, что хотя диморфные и медленно-оперяющиеся породы различны по скорости оперения, но во внешнем виде пера и пуха пока не удалось подметить какой-либо существенной разницы. Как те, так и другие имеют более длинный пух и самое перо тех и других отличается своей пышностью, небольшим количеством отходящих боронок сплошной части пера и более длинным и пышным добавочным перышком.

II. ГЕНЕТИКА.

Для решения вопроса о взаимоотношении всех трех типов оперения друг к другу на станции был поставлен ряд скрещиваний такого рода:

1. Быстро-оперяющийся ♂ × диморфная ♀
2. Быстро-оперяющийся ♂ × азиатская ♀.
3. Диморфно-оперяющийся ♂ × азиатская ♀.
4. Диморфно-оперяющийся ♂ × быстро-оперяющ. ♀,
5. Азиатский ♂ × быстро-оперяющаяся ♀
6. Азиатский ♂ × диморфная ♀.
7. Диморфный тип оперения. Для выяснения отношения диморфного типа оперения к быстрому типу

можно привести скрещивание быстро-оперяющегося павловского № 157 с курочкой фавероль № 182. В первом поколении все потомство как петухи, так и курочки, полученные от этого скрещивания, обладали пышным оперением. Хотя скорость оперения у них не наблюдалась, но по характеру оперения можно сказать определенно, что они относятся к диморфному типу, свойственному фавероль (см. контур № 17). Во втором поколении получается довольно

сложное расщепление: как среди петухов, так и курочек есть группы быстро- и медленно-оперяющихся. На рис. 18 изображены кривые распределения цыплят по скорости развития маховых перьев, причем берется, как и всегда, стадия «до пят». Кривая курочек показывает ясно обособленную группу быстро-оперяющихся: в то время как у чистых фавероль-курочек крыло достигает «до пят» на 17—24 день, здесь выделилась группа, крыло которых развивается «до пят» на 5—9 день. Вторая вершина показывает группу как бы промежуточного доминирования диморфного типа оперения (11—14 день) и третья группа оперяющихся, как фавероль (17—28 день). У петухов получилась более расплывчатая кривая, но и здесь наблюдалось 6 петухов, которые оперялись очень быстро (7—12 день); все же остальные, как бы промежуточного характера, петухи оперялись все же быстрее, чем чистые фавероль-петухи (13—15 день), типичных петухов фавероль не было получено. Какой характер носит расщепление во втором поколении, сказать трудно, но очевидно, что диморфный тормоз доминирует над быстротой оперения

и что он передается в одинаковой степени матерью ее сыновьям и дочерям. Точно также он передается от отца к своему потомству. Примером может служить курочка № 668, дочь беспородной курицы и петуха-фавероль, которая получила свое пышное оперение от отца (см. контур № 19, число боронок 24.78 ± 0.37).

Другим скрещиванием такого же вида можно при-

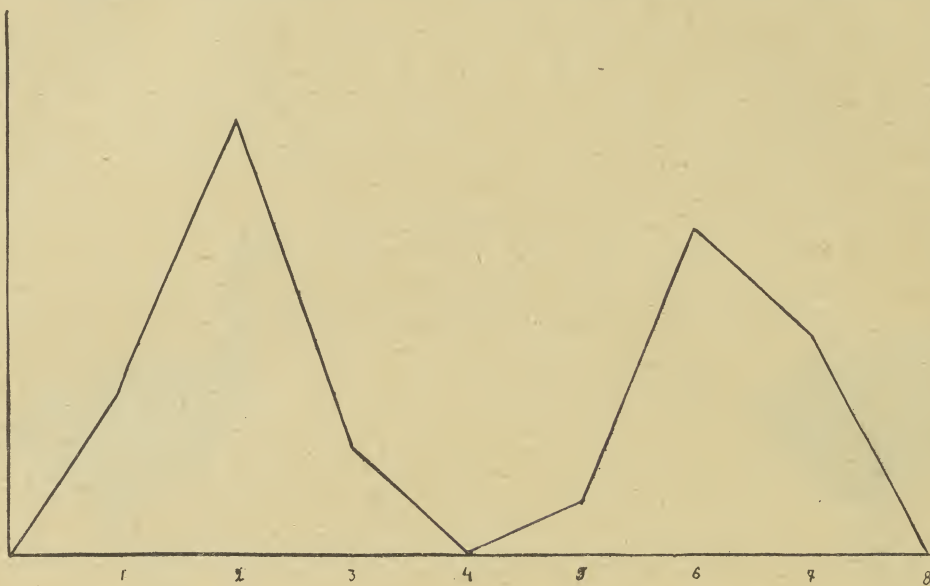


Рис. 14. Распределение 24 кур по плотности перьев, абсцисса—классы плотности (ор. текст); ордината—число кур.

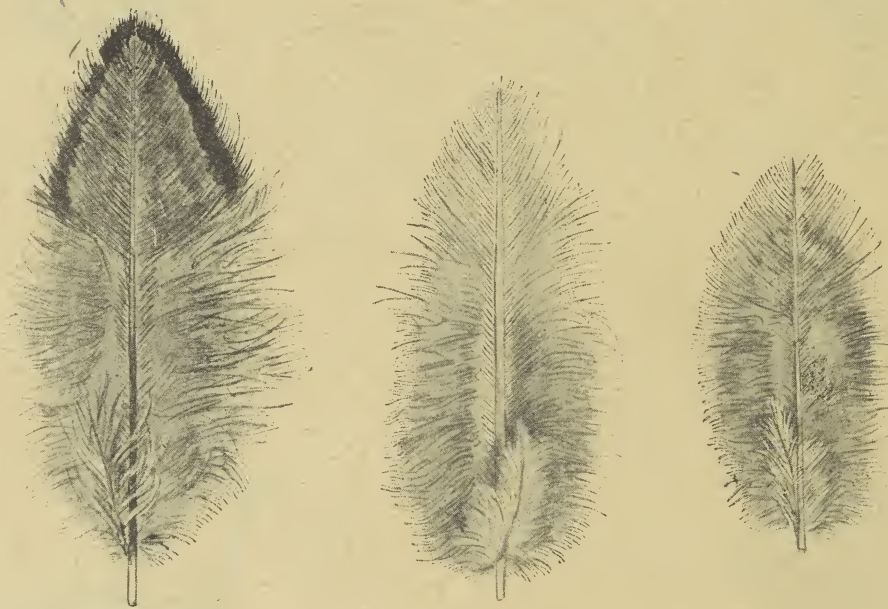


Рис. 15. Перья кур быстро-оперяющихся пород: бентамки (правый рис., нормальное оперение); английской бойцовой (средний рис., более плотное оперение); индубойцовой (левый рис., очень плотное оперение).

вести скрещивание № 3303 с курами № 668 и № 1023. № 3303 ♂ произошел от англобойцового петуха № 1025 и беспородной курицы № 659, т.-е. он быстро оперяю-

Если обозначить диморфный тип оперения буквой S, быстрое оперение—s, то обе курочки будут иметь S s; при скрещивании с быстро-оперяющимся петухом № 3303—ss



Рис. 16. Перья кур диморфно- и медленно-оперяющихся пород орпингтон-буфф (левый рис., диморфное оперение); кохинхин гибр. (средний рис., азиатское оперение) и куропатчатых виандотт (правый рис., азиатское оперение).

щегося типа (число бородок 28.00 ± 0.25).

№ 668 ♀ дочь беспородной курицы и петуха фавероль (см. контур рис. 20, число бородок 24.78 ± 0.19).

№ 1023 ♀ — дочь фавероль-курицы от беспородного петуха (см. контур рис. 19, число бородок 24.00 ± 0.25).

Обе курочки похожи по характеру оперения: как та, так и другая пышного оперения типа фавероль и обе они имеют почти одинаковое число бородок. Происхождение же их различно: в то время как № 1023 ♀ получила пышное оперение от матери, № 668 ♀ получила его от отца. При скрещивании этих кур с петухом № 3303 получается одинаковое расщепление — в обоих случаях есть петухи и курочки как быстро, так и медленно-оперяющиеся (рис. 21) почти в равных отношениях. Это отношение 1:1 получилось вследствие гетерозиготности гена диморфного типа оперения у обеих курочек.



Рис. 17. Контур курицы F₁ павловско-фаверолевого скрещивания. Suki-ген.

получается = ss ♂ × Ss ♀ Ss ♂ и ♀ и ss ♂ и ♀ в отношении 1:1.

Таким образом, диморфный тип оперения не сцеплен с полом; он находится в аутозомах, так как это оперение, полученное от отца или от матери, одинаково передается потомству, замедляя в большей степени оперение петухов и в меньшей степени оперение кур. Диморфный тип оперения не сцеплен с полом, но ограничен полом.

Азиатский тип оперения. Что касается до азиатского типа оперения, то он также доминирует над быстрой оперения. Доказательством может



Рис. 18. Распределение по возрасту цыплят F₂ павловско-фаверолевого скрещивания, достигших стадии «крылья до пят».

служить потомство быстро-оперяющейся беспородной курицы № 1985 (см. рис. 22, число бородок 29.50 ± 0.62). Она при скрещивании с петухом кохинхин № 1030 дала все потомство как петухов так и курочек медленно-оперяющееся, тогда как эта же самая курочка № 1985 при скрещивании с быстро-оперяющимся индо-павловским петухом № 2125

дала только быстро-оперяющееся потомство (рис. 23), т.-е. в первом скрещивании медленный тип оперения, полученный от отца, передался в одинаковой степени как петушкам, так и курочкам.

Совсем другую картину представляет противоположное скрещивание—скрещивание быстро-оперяющегося петуха с медленно-оперяющейся курочкой (3303♂ × 3264♀). № 3303—петух быстро-оперяющийся—произошел от англобойцового петуха № 1025 и беспородной курицы № 659 (см. контур, число боронок 28.00 ± 0.25). № 3264 медленно-оперяющаяся курочка—дочь кохинхин-петуха № 1030 и курицы № 1985, быстро оперяющегося типа (см. рис. 22, число боронок 24.48 ± 0.37). Медленный тип оперения она получила от отца.

Полученное потомство оперялось различно. В то время, как курочки оперялись быстро (махи «до пят» дости-

для курочек е, т.-е. петушки несут ген медленного оперения, тогда как курочки его не имеют.

Таким образом азиатский тип оперения передается различно от отца и от матери. В то время как от отца он передается в одинаковой степени всему потомству, от матери он передается только петушкам, тогда как курочки его не получают. Можно сказать, что азиатский тип оперения доминирует над быстрым оперением, он сцеплен с полом, но не ограничен полом, т.-е. петушки и курочки если несут его, то оперяются одинаково медленно.

Те же самые результаты были получены М. Г. Богоявленской на Тульской генетической станции. Рис. 25-й показывает развитие маховых перьев крыла при двух противоположных скрещиваниях с кохинхинами. Сплошная линия—цыплята, полученные от скрещивания кохинхин ♂ и быстро-оперя-

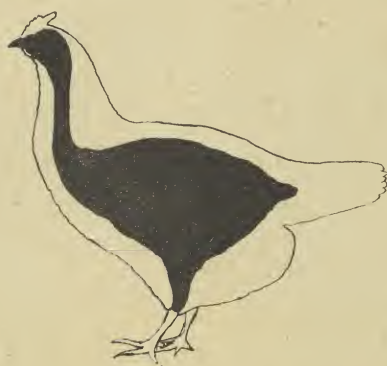


Рис. 19. Контур курицы № 668, F₁ фавероль-беспородной.



Рис. 20. Контур курицы № 1023, F₁ беспородной-фавероли.

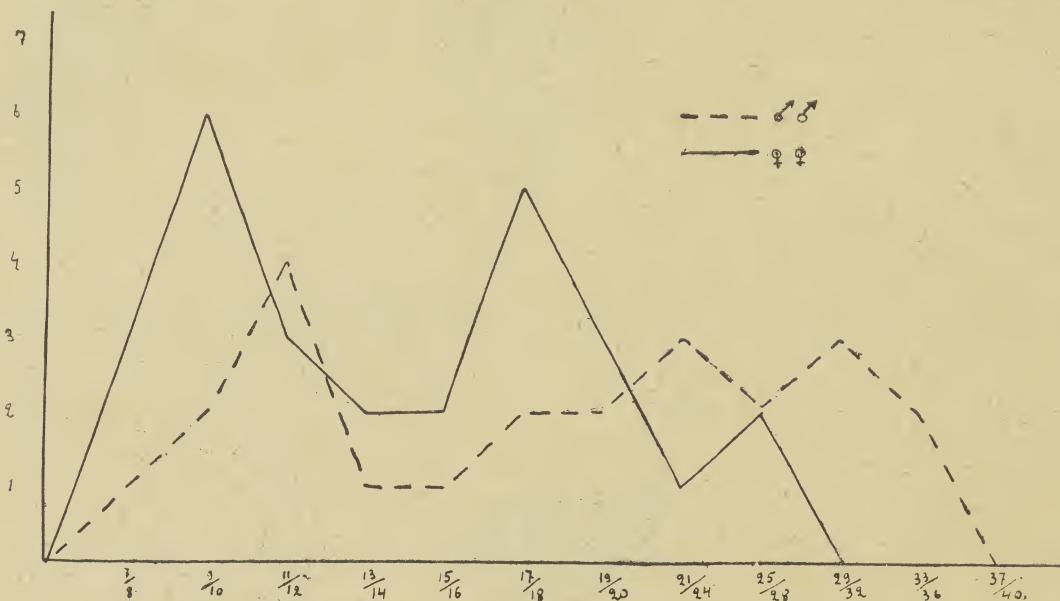


Рис. 21. Распределение по возрасту цыплят серий 3303,668 и 3303,1023, достигших стадии «крылья до пят».

жали на 5—14 день), петушки оперялись медленно (махи «до пят» достигали на 14—28 день) (рис. 24), т.-е. азиатский тип оперения передался только петушкам, тогда как курочки его не получили и все оперяются по быстрому типу. Это заставляет думать, что ген азиатского типа оперения находится в половой хромозоме.

Если обозначим азиатский тип оперения через *E*, а быстрый тип оперения *e*, то для скрещивания 1030♂ × 1985♀ получим:

$$EE♂ \times e♀ =$$

в первом поколении для петушков *Ee*, для курочек *E*, т.-е. петушки и курочки одинаково получают медленное оперение.

Для противоположного скрещивания 3303♂ × 3264♀ получаем: $ee♂ \times E♀ =$ в первом поколении для петухов, *Ee*

щейся ♀—все потомство медленно-оперяющееся. Линия пунктиром—цыплята, полученные от скрещивания быстро-оперяющегося ♂ и кохинхин ♀—получаются медленно-оперяющиеся петушки и быстро-оперяющиеся курочки.

Что касается до взаимоотношения диморфного типа оперения и азиатского, то на основании тех скрещиваний, которые были поставлены в этом направлении, пока нельзя сказать что-либо определенное за недостатком материала, который имеется пока на станции. Во всяком случае это один из ближайших вопросов в дальнейшем изучении скорости оперения.

Доминирование диморфного и медленного типов оперения над быстрым оперением говорит за то, что мы здесь

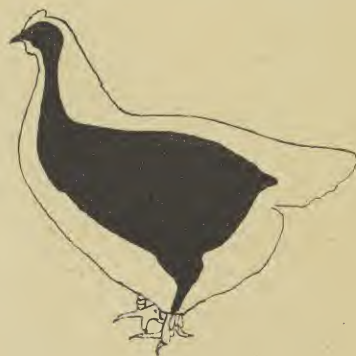


Рис. 22. Курица № 1985 (быстрое-опер., левый контур) и ее дочь № 3264 от петуха-кохинхина (медл.-опер., правый контур); *suke*-ген.

имеем дело с тормозами, задерживающими оперение в той или другой степени. Таким образом, надо различать два тормоза оперения.

Диморфный тормоз, задерживающий оперение в большей степени у петухов и в меньшей степени у кур, по номенклатуре А. С. Серебровского, называется

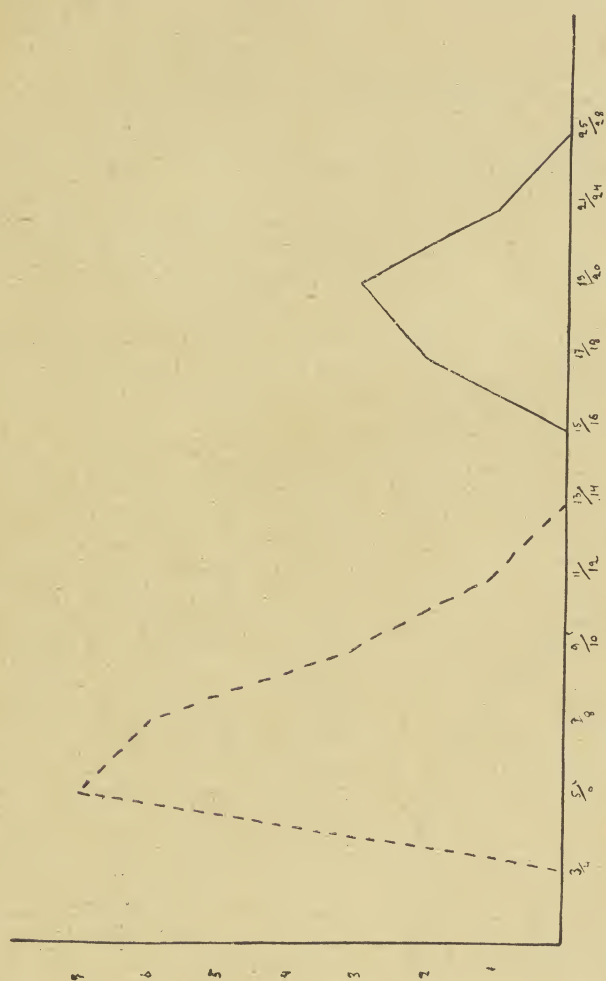


Рис. 23. Развитие крыльев у цыплят № 1985-ой курицы от разных петухов: от быстро-оперяющегося павловско-индийского № 2125 (пунктир) и от кохинхина № 1030 (сплошная линия). Ясно доминирование suke-гена. Абсцисса—возраст цыплят, ордината—число цыплят, достигших стадии «до пяти».

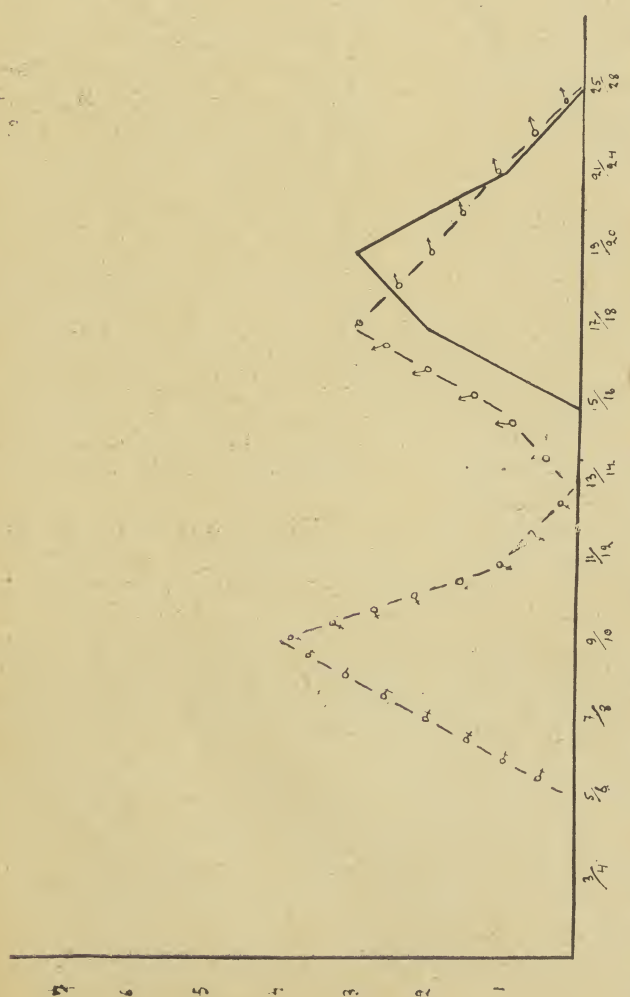


Рис. 24. Развитие крыльев у цыплят 3264-ой медленно-оперяющейся курицы: сама она из сплошного полигона (взятого с графики р. 23). Ее сыновья оперяются также медленно и дочери—быстро. Абсцисса—возраст цыплят в момент достижения стадии «до пяти». Ордината—число цыплят.

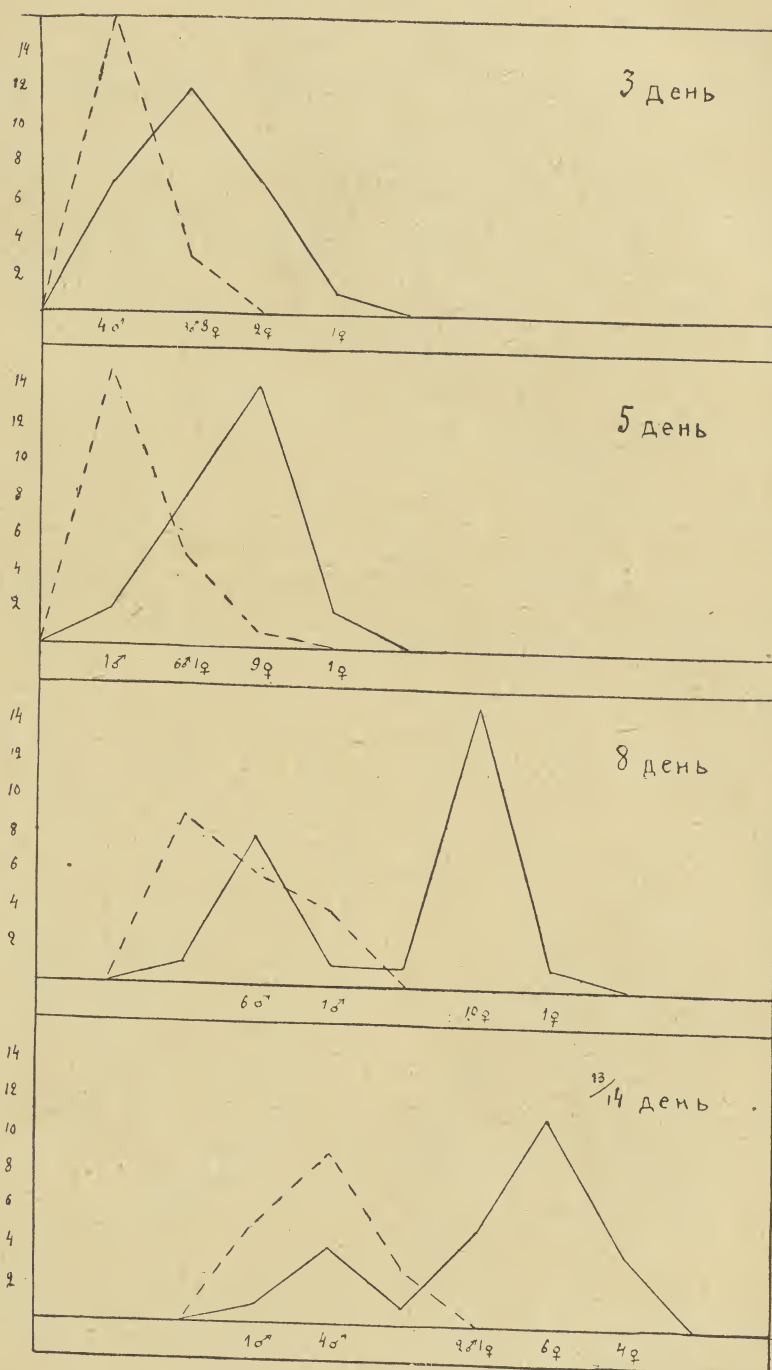


Рис. 25. Развитие крыльев цыплят противоположных скрещиваний быстро-оперяющегося (asuke) петуха с медленно-оперяющейся курицей (suke; сплошная линия) и медленно-оперяющегося suke-петуха с быстро-оперяющейся курицей (suke; пунктирная линия). Абсцисса—стадия оперения, ордината—число цыплят; указан пол цыплят, входящих в каждый класс (только для первого скрещивания, обнаруживающего двухвершинность).

suki-ген *). Он доминирует над быстротой оперения и это доминирование, как видно, промежуточного характера. Диморфный тормоз не сцеплен с полом, но ограничен полом.

Азиатский тормоз оперения, задерживающий оперение петухов и кур почти в равной степени по той же номенклатуре, называется suke-ген *). Он также доминирует над быстротой оперения. Азиатский тормоз оперения сцеплен с полом, но не ограничен полом.

Настоящий очерк носит предварительный характер. В дальнейшем станция ставит себе целью более детальное изучение различных типов оперения, которое возможно только при накоплении материала различных скрещиваний, поставленных в данном направлении.

*) См. список генов в начале сборника.

О наследовании плотности оперения

Даже при беглом знакомстве с курами можно заметить разницу в характере оперения особей различных пород: одни — плотные с блестящими, тесно прилегающими к телу перьями, другие — нормальные, третьи — пушистые.

Различие в оперении сохраняется и в семьях кур, полученных от скрещивания двух разных по характеру оперения индивидуумов: наблюдается расщепление по этому признаку.

Приступив к исследованию этого вопроса, мы попытались найти количественный показатель, определяющий это совершенно ясное по внешности свойство оперения.

Эти количественные индексы мы стали искать в структуре пуха и пера.

Прежде всего мы обратили внимание на величину сегментиков радиолей пушинки у цыплят и у кур. (См. рис.).

Величина сегментиков варьировала значительно у индивидуумов различных пород, не изменяясь с возрастом. Но плотность оперения не обнаружила связи с этой величиной.

Затем мы остановились на подсчитывании количества радиолей, отходящих на протяжении $\frac{2}{3}$ миллиметра (50 делений окуляр-микрометра — 666 микронов) от радиуса пушинки или бородки пера.

Это количество по получившимся у нас, хотя еще немногочисленным, данным можно принять за показатель плотности.

Цифры показателя колеблются от 8,6 до 13. Это значит, что пушинка, давшая более высокий показатель, имеет радиолы, часто сидящие по радиусу, низкий же показатель дает пушинки с редко сидящими радиолями.

Типичные представители плотного оперения — индийские бойцовые — дали высокий показатель, в средн. 12.50 ± 0.03 . Представители же нормального оперения, как павловские бентамки, дали показатель в средн. 0.80 ± 0.03 . Разница вполне реальная.

Три взрослых экземпляра, исследованных нами гибридов F_1 индо-орловских, ясно плотных по внешности, дали высокий показатель плотности, в средн. 12.74 . Пять экземпляров индо-павловцев дали показатель 12.17 . Улавливаемое глазом доминирование плотности, на что имеются и литературные указания (Punnett, Bateson), подтверждается также нашим количественным методом.

Для выяснения дальнейшего наследования, нами было проанализировано второе поколение индо-орловских кур.

В этом поколении наметилось ясно менделевское расщепление по плотности.

Анализ 42 цыплят дал следующие результаты: 10 штук ($23,9\%$) дали высокий показатель $= 12.24$ в среднем, характерный для плотно-оперенных кур; 32 ($76,1\%$) цыпленок с показателем от 8.6 до 11.0.

Первую группу можно считать гомозиготной по плотности; выделить же с определенной уверенностью из 2-й группы ожидаемые теоретически 25% нормально-оперенных пока трудно.

Для исследования брался пух цыплят этого года, а не перо взрослых кур, как при исследовании первого поколения и родительских форм, где наблюдалось полное доминирование.



Рис. 1. Способ измерения числа радиолей, отходящих от радиусов пушинки на протяжении 50-ти делений окуляр-микрометра. Видно сегментированное строение радиолей.

В этом же случае можно предположить, что гетерозиготные формы в возрасте цыплят являются промежуточными, при чем нормальные и гетерозиготные варьируют трангрессивно, сохраняя все же с очевидной ясностью самостоятельные вершины для каждой из групп этих невыясненных цыплят, что дает возможность предположить небольшое число трудно классифицируемых экземпляров.

Выделившаяся же определенно группа плотно-оперенных, как по внешности, так и по показателю цыплят, в количестве $23,9\%$, близком к теоретически ожидаемому (25%) при моногибридном расщеплении, указывает именно на моногибридный тип наследования. Дальнейшей работой явится анализ второй, не поддающейся сейчас разложению группы цыплят из F_2 . При чем,

согласно предыдущему рассуждению, следует ожидать, что $\frac{2}{3}$ из них при исследовании пера во взрослом состоянии и на-глаз окажутся плотно-перенными, $\frac{1}{3}$ же нормальными.

Таким образом возможно, что гомозиготные взрослые куры, не отличимые по плотности от гетерозиготных, могут быть выделены при исследовании их нашим методом в цыплящем возрасте.

Возрастных же изменений в пухе цыплят не оказалось. Так, цыпленок 6809—3/V дал показатель 12.45; 25/V—12.85 и 8/VI—12.70. Другой 6805—3/V=11,6; 18/VI=11.6. В первом случае совпадение близкое, во 2-м точное.

Итак, мы можем уже с большой определенностью говорить о существовании именно одного главного гена (suli-гена), вызывающего плотное оперение и введенного в изученные нами скрещивания индийскими бойцовыми курами.

Генетика строения таза кур

У различных пород кур имеется ряд различий в строении скелета. Восьмиреберность (нормально у кур 7 ребер), форма черепа, таза, пропорции частей скелета и т. д. — все эти признаки наследственны и должны служить предметом специального генетического анализа. В настоящей работе мы рассмотрим наследование некоторых типов строения таза.

Вскрытие около 4.000 цыплят и взрослых кур-производителей позволило установить несколько характерных типов строения таза, легко различимых друг от друга. Генетический анализ показал их наследственность.

Изучение наследования скелетных признаков имеет серьезное затруднение, так как они становятся известны только после смерти производителя. Поэтому пришлось пользоваться скрещиваниями, поставленными для другой цели. Только накопление материала после смерти ряда производителей позволило вполне использовать данные вскрытий цыплят, произошедших от них. Случайный характер материала очень обесценил некоторые серии, малочисленность которых или неизвестные (по строению таза) родители не позволяют иногда создать более или менее ясное представление о наследовании или расщеплении.

(сросшимся с ним), является 21-й, несущий 7-е ребро. Ilium передними своими концами незначительно выдаются вперед от передней сочленовой поверхности 21-го позвонка. 22-й и 23-й позвонки (dorsosacralia) *) имеют б. ч. слитые processi transversi ventrales и dorsales широкие в поперечной плоскости таза и более или менее круто идущие от вентральной стороны боков позвонка вверх (к спине) к внутренней поверхности передних боков крыльев ilium.

24-й позвонок (последний из dorsosacralia в данном типе) резко отличается от 22-го и 23-го наличием толстых (и плоских, если смотреть изнутри таза) вентральных поперечных отростков (рис. 3, Р 1.), всегда идущих перпендикулярно к продольной оси позвоночника и лежащих в плоскости брюшной поверхности 24-го позвонка. Своими дистальными, слегка расширенными концами они соединяются с ilium и производят впечатление опоры для них. Позвонки такого строения обозначаются условно символом Р и при нагоящем положении Р на 24-м позвонке, это будет Р 1.

Рассматривая позвонки таза далее назад, мы в таком типе строения видим приблизительно одинаковые 25-29-й

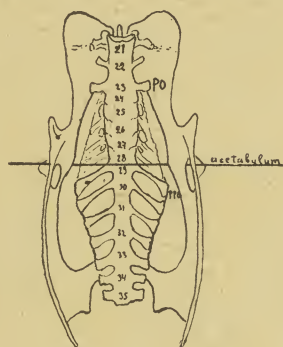


Рис. 1. Полный сдвиг вперед.
Бентамка № 1311.

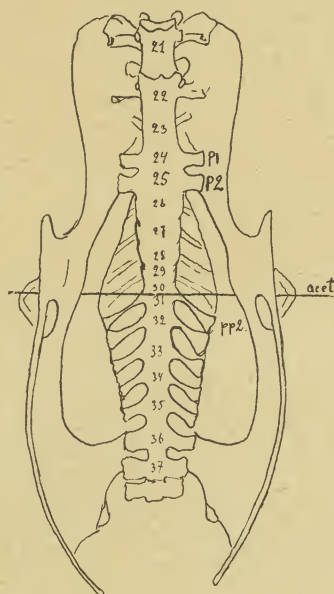


Рис. 4. Неполный сдвиг назад.
Орловский № 57.

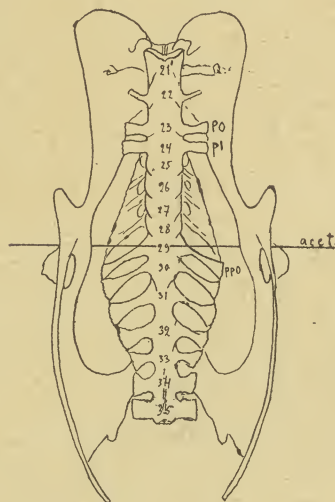


Рис. 2. Неполный сдвиг вперед.
Павловский № 157.

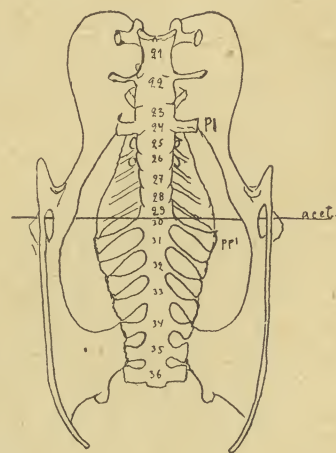


Рис. 3. Типичное строение таза.
Минорко-Павловск № 2375.

ГЛАВНЫЕ ТИПЫ СТРОЕНИЯ ТАЗА ПО СДВИГУ ТАЗОВЫХ КОСТЕЙ.

Тем не менее ряд скрещиваний и многие оправдавшиеся предсказания строения таза, сделанные на основании гипотез о наследовании, служат достаточным основанием для установления некоторой общей схемы наследования и ясно ее иллюстрируют.

Настоящая работа сделана под непосредственным руководством А. С. Серебровского. Во вскрытиях принимали участие А. Н. Сунгуров, Р. И. Серебровская, И. Г. Коган и др. сотрудники станции. Всем этим лицам я выражаю свою глубокую благодарность.

I.

Данный признак — строение тазовых костей или вернее различное их отношение к позвоночнику — назван «сдвиг таза». Название это выражает сущность явления, так как изменения строения сводятся к перемещению «связей» таковых костей с позвоночником с 23 до 25-го позвонков. Это перемещение сопровождается сдвигом вперед или назад acetabulum и след. задних конечностей.

Анатомическая характеристика типов строения таза по сдвигу тазовых костей такова.

1. Типичное строение (рис. 3).

Обычное и наиболее распространенное среди кур строение таза. Первым позвонком, поглощенным крестцом

позвонки (lumbosacralia) с круто поставленными proc. transv. dorsales и без proc. transv. ventrales. С 30-го позвонка (sacralia) начинаются proc. transv. ventrales, сначала тонкие посредине и расширяющиеся к дистальному концу, затем широкие и плоские, широким неровным швом соединяющиеся с ilium в области почечных впадин (sutura iliosacralis). Задняя почечная ямка в этом типе приходится на уровне 34-го позвонка. 35-й позвонок уже выходит за пределы таза, так как sutura iliosacralis кончается б. ч. на 34-м позвонке. Дальнейшие позвонки в данном случае не имеют значения. Если первая пара вентральных поперечных отростков (после позвонков lumbosacralia) начинается на 30-м позвонке, как в данном случае, то этот позвонок условно обозначается, как Р 1.

Итак в общем получается следующая формула типичного строения таза: Р 1 и РР 1. Acetabulum в этом типе б. ч. приходится на уровне 30-го позвонка.

Это строение таза принято за типичное по причинам, о которых будет сказано ниже. Конечно, существуют многочисленные мелкие отклонения от этого типа в различных деталях (напр. появление тончайших ниточек —

*) Терминология по Гадову.

proc. transv. ventr. на 29-м позвонке или несколько большее развитие proc. transv. ventrales на 23-м позвонке, перед p1), но почти всегда тип можно установить точно.

2. Сдвиг вперед (рис. 1 и 2).

Таз со «сдвигом» вперед отличается от типичного по следующим особенностям:

а) передние концы ilium сильнее выдаются над 21-м позвонком. 20-й позвонки иногда бывает совершенно прикрытым.

б) Р—позвонки (с характерными proc. transv. ventr.) не 24-й, а 23-й. Данный тип обозначается РО (в этом случае 24-й позвонки совершенно подобен 25—28 позвонкам в предыдущем типе).

с) РР—позвонки, т.-е. первый сакральный, с proc. transv. ventr. игросакрального типа, не 30-й, а 29-й. Этот тип обозначается, как РРО. Таким образом, общая формула полного сдвига вперед на 1 позвонок такова: РО при РРО (р и рр передвинуты вперед на 1 позвонок по сравнению с типичным строением). Acetabulum на уровне 29-го позвонка (рис. 1).

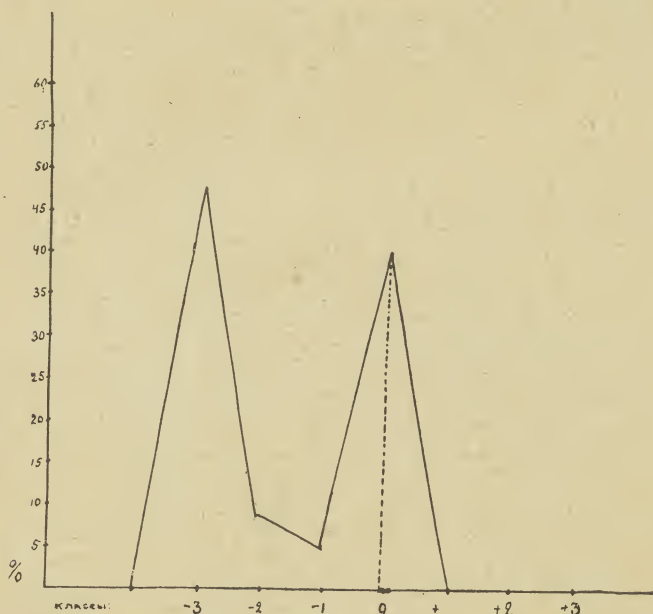
Данный полный сдвиг осуществляется лишь в чистых семьях бентамок, в большинстве же случаев имеется сдвиг неполный, при котором 24-й позвонок (p1) такого же

элементы здесь довольно тесно связаны, так как никогда не бывает р2 при ррО.

Таким образом таблица типов такова:

| | = | — | 0 | + |
|--|----------------------|------------------------|----------------------|-------------------------|
| Счет от черепа. | Полный сдвиг вперед. | Неполный сдвиг вперед. | Нормальное строение. | Сдвиг назад (неполный). |
| Опорный позвонок с венстр. попер. отростками типа Р. | 23 | 23 и 24 | 24 | 24 и 25 |

Средний тип, описанный как типичный или нормальный («нулевой») встречается наиболее часто и в каждой серии имеется довольно большой % таких цыплят. Это обстоятельство, а также и его промежуточный характер по отношению к двум другим типам и заставили назвать его так. Не касаясь специфичного для бентамок полного сдвига вперед (=) и чрезвычайно редкого полного сдвига назад, можно сказать, что средний тип отличается от двух других наличием одного р—позвонка (24-го), тогда как крайние имеют их по два (23 и 24-й или 24 и 25-й).



Фиг. а. Серия бентамок 618 ♂ 3223 ♀ : без сдвига назад; численность (n)=23.

строения, как и 23-й (р О), т.-е. с proc. transv. ventr. такой же толщины. В таких случаях большей частью все-таки имеется РРО (29 позв.), но иногда лишь РР 1 (рис. 2).

Таким образом, наиболее распространенный сдвиг таза вперед, неполный, имеет формулу $pO=p1$ и ppO или $pp1$.

3. Сдвиг назад (рис. 4).

Характеристика полного сдвига:

а) передние края ilium очень слабо или даже совсем не выдаются вперед от 21-го позвонка.

б) Р—позвонки 25-й. Обозначение—р2.

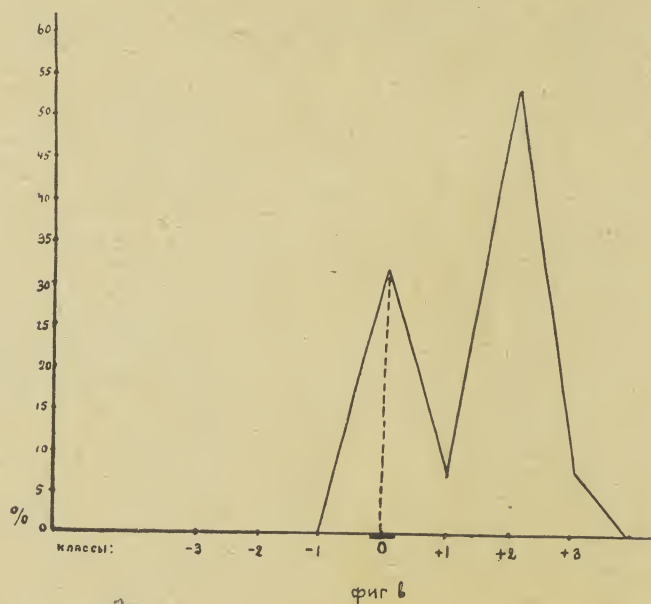
с) РР—позвонки 31-й, а не 30-й. Обозначение рр2.

Следовательно, полный сдвиг назад—р2 при рр2.

Acetabulum на уровне 31-го позвонка.

Но полный сдвиг назад (на 1 позвонок, с одним р2) чрезвычайно редок *) и здесь описан лишь для параллели с полным сдвигом вперед. Большей частью имеется неполный сдвиг, менее чем на 1 позвонок, при котором кроме р2 (25-й позв.) есть р1, т.-е. 24-й позвонок такого же строения, как и 25-й, с proc. transv. ventrales равными по развитию или лишь несколько более слабыми. Это обозначается как $p1 \leq p2$ или $p1=p2$. Acetabulum против 30-го позвонка или между 30—31-м (рис. 4). При $p1=p2$ иногда не бывает рр2, а рр1 (30-й позв.). Но р и рр—

*) 3—4 случая из 4.000 вскрытий.



Фиг. б. Серия без сдвигов вперед (57 ♂, 2337 ♀). n = 13.

II.

Прежде чем перейти к разбору гибридного материала, скажем вкратце о различных типах строения таза по породам кур. В этом отношении не получается ясной картины. Можно лишь установить, что у мелких пород, в роде бентамок, часто имеется сдвиг вперед, большей частью полный (специально бентамочный; РО), но среди них есть особи и с типичным строением таза.

Сдвиг таза назад чаще встречается у крупных, тяжелых пород (фавероль, брама, частью орловские), но он почти никогда не бывает полным и у этих кур также часто типичное строение таза.

Можно думать, что сдвиг вперед или назад и, следовательно, перемещение acetabulum по позвоночнику должны отражаться на посадке курицы, так как перемещение точки опоры тела вперед механически должно вызвать более горизонтальное положение его, а перемещение назад—более вертикальное. Беря крайние типы сдвига, как-будто действительно можно видеть, что у бентамок посадка почти горизонтальная, тогда как какой-нибудь орловский петух со сдвигом назад держится очень прямо. Но это заметно только на таких крайних примерах, обычно же, у особей с неполным сдвигом и типичным строением—посадка неразличима.

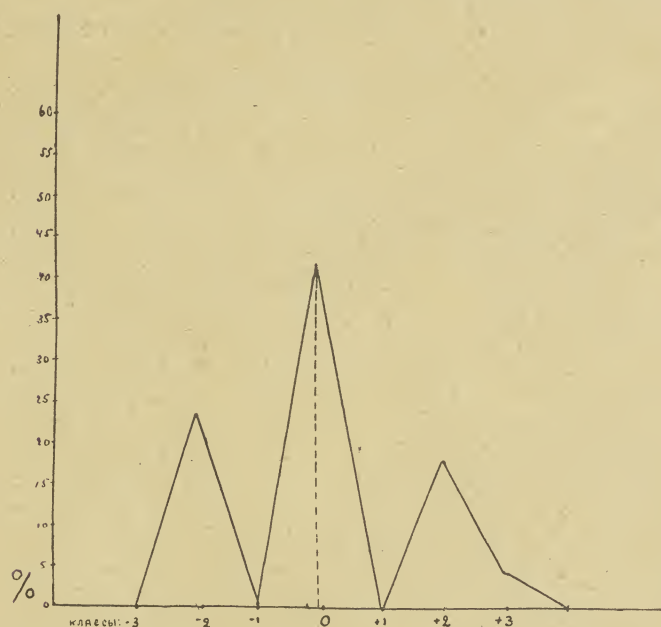
Таким образом, данные признаки совершенно нельзя приписывать породе в целом, так как в чистопородной

семье иногда гетерозиготность не меньше, чем в гибридной. Искусственный отбор производился исключительно по экстерьеру и мог захватить строение таза лишь коррелятивно, т.е. в том случае, если подбирался какой-нибудь внешний признак, сцепленный (генетически) со сдвигом таза. Посадкой, как элементом экстерьера той или иной породы, подбирался сдвиг таза лишь в крайних типах, в средних же это было безрезультатно.

III.

Материал станции преимущественно гибридный. Основными являются скрещивания павловской и орловской пород между собой и с другими породами (инд.-бойц., фавероль, минорками, бент. и некот. другими), при чем павловские скрещивания имеют лишь единственного родоначальника—петуха № 157, со сдвигом вперед. Материал по орловцам шире—от 8-10 производителей.

При первоначальном обзоре серий с целью просмотра и сравнения материала был употреблен графический метод.



Фиг. с. Серия гибридного характера: F_2 от родителей с противоположными сдвигами (индо-орловские). $n=47$.

Сдвиг таза был разбит на 7 классов. В пределах сдвига вперед и назад было установлено по три категории, так как принимался во внимание и pp -элемент (т.е. положение первой пары венстр. попер. отростков после *limbo-sacral* позвонков на 29—31 позв.).

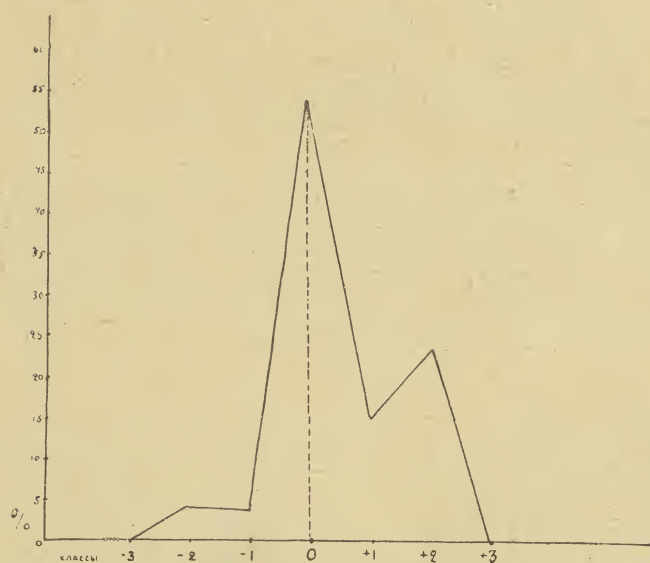
Семиклассная шкала была такова:

| | Сдвиг вперед. | | Типич. строение. | | Сдвиг назад. | | |
|----------------|---------------|-------------|------------------|----------|--------------|-------------|----------|
| Классы сдвига. | - 3 | - 2 | - 1 | 0 | + 1 | + 2 | + 3 |
| $P =$ | p_0 | $p^0 = p^1$ | p^1 | p^1 | p^1 | $p^1 = p^2$ | p^2 |
| элемент. | 23 позв. | 23 и 24 п. | 24 позв. | 24 позв. | 24 позв. | 24 и 25 п. | 25 позв. |
| $pp =$ | pp^0 | $pp^0(1)$ | pp^0 | pp^1 | pp^2 | $pp^2(1)$ | pp^2 |
| элемент. | 29 позв. | 29(30) п. | 29 п. | 30 позв. | 31 позв. | 31(30) п. | 31 позв. |

Эта шкала удобна при графическом просмотре тем, что ясно выражает на графике характер серии по p -и pp -элементам сдвига, а при гибридности семьи промежуточные классы—1 и +1 создают ясную трехвершинность по «минусу, нулю и плюсу», которая и выражает сущность расщепления *). В дальнейшем разборе семей

оказалось возможным ограничиться трехклассной шкалой, причисляя—1 и +1 классы к типичному строению, так как главное внимание было обращено на p -элемент (единичный или двойной), как на более ясно выражающий сдвиг и повидимому меньше флуктуирующий. При вышеприведенной шкале каждая серия цыплят (от одной пары родителей) изображалась таким образом: на абсциссе наносились классы сдвига, а на ординате численность серии. Полученная графика выражала характер сдвига во всей совокупности потомства данной пары, ее моду и численность каждого класса. Для удобства сравнения серий друг с другом, графики строились в процентах.

Первая графика (фиг. а) дает характерную для бентамок картину. Полное отсутствие сдвигов назад и бимодальность (на нуле и минусе) резко отличают ее от график других семей. Если взять потомство пары родителей со сдвигом назад, то получаемая графика в общем явится как бы зеркальным изображением бентамочной. Здесь отсутствуют уже минусы и вторая мода, иногда большая принадлежит плюсам (фиг. б.).



Фиг. д. Серия с преобладанием сдвигов назад (скрещивание: тип. стр. × сдвиг назад; 2018 ♂, 2005 ♀). $n=26$.

Иного характера графики серий гибридного происхождения. При скрещивании производителей с противоположными сдвигами (+ × —) bF_2 получается тип серии, изображенной на графике фиг. с, которая тримодальна, приблизительно симметрична, с более высокой средней модой и глубоким расколом на плюс-, ноль- и минус-типы. Эта графика ясно иллюстрирует расщепление bF_2 (F_2 очень однообразно; см. ниже).

При скрещивании «одностороннем», т.е., например, особи с типичным строением (0) с особью со сдвигом назад (+), получается смещение графика в плюс-сторону (фиг. д.).

Наличие расщепления в потомстве ясно иллюстрируется следующими данными. В материале есть куры-сестры (и братья), дающие с одним и тем же петухом (resp. курой) различное по сдвигу потомство. Различия серий вполне реально и несомненно указывает на принадлежность обеих сравниваемых сестер (или братьев) к различным генотипам. Приводим здесь несколько примеров такого расщепления.

Две куры-сестры, 3837 и 3838, произошедшие от бентам-павловского F_1 ♂ № 2328 (типичного строения) и падуанской ♀ 1202 (со сдвигом вперед), были скрещены с одним и тем же ♂ 4949 (гибрид бентамки; неизв. строение таза) и дали различные серии цыплят.

$$a) 4949 \text{ ♂ } 3837 \text{ ♀} = \begin{matrix} - & 0 & + \\ 4 & 17 & 2 \end{matrix}, \text{ или } 17,4\% : 73,9\% : 8,7\%.$$

$$b) 4949 \text{ ♂ } 3838 \text{ ♀} = 14 : 15 : 3, \text{ или } 43,7\% : 46,9\% : 9,4\%.$$

*) Трехвершинность обуславливается лишь особым делением оси абсцисс; ее классы не равны.

Реальное уклонение этих серий друг от друга больше чем втрое больше суммы вероятных ошибок классов, что с несомненностью указывает на принадлежность ♀ ♀ 3837 и 3838 к разным генотипам. Сравнение серий друг с другом заставило предположить наличие сдвига вперед у ♀ 3838, что и оправдалось в недавнее время, после смерти этой курицы.

Второй пример такого же рода относится к скрещиваниям ♂ F₁ индо-павловского с беспородной курой типичного строения таза. Кроме серии вскрытых цыплят, от этой пары имеется несколько взрослых дочерей, скрещенных с их братом. Серии 2-х сестер очень сходны друг с другом, тогда как третья серия (с) сильно уклоняется. Серии таковы:

- а) 3879 ♂ . 3851 ♀ = 0 % : 60,0 % : 40,0 %
 б) 3879 ♂ . 3864 ♀ = 0 % : 73,3 % : 26,6 %
 в) 3879 ♂ . 3877 ♀ = 7,7 % : 46,15 % : 46,15 %

Третьим примером могут служить два брата F₁ индо-павловские. Скрещенные с одними и теми же курами — их сестрами, они дали совершенно разные серии:

- а) 2123 ♂ и две его сестры = 14,3 % : 71,0 % : 14,3 %
 б) 2124 ♂ и те же сестры = 35,7 % : 57,7 % : 7,1 %

2124 ♂ повидимому имеет сдвиг вперед (строение еще неизвестно).

Просмотр различных типов серий и примеры расщепления, в роде вышеприведенных, с несомненностью показали наследственность сдвига. Если флуктуация и имеется, то она не сильно затемняет наследственные тенденции сдвига и темой дальнейшего обсуждения является вопрос о генетической сущности сдвига.

IV.

При попытках выяснения характера факторов сдвига вперед и назад и их соотношения друг с другом, обнаружилось следующее:

1. Типичное строение таза не может доминировать или эпистатировать над сдвигом вперед или назад. Предположим, что нуль-тип доминирует над сдвигом вперед и назад. Тогда скрещивания 2-х особей с типичным строением дадут всех нулей или $\frac{3}{4}$ их (в том случае, если оба родителя гетерозиготны).

На самом же деле все скрещивания O×O очень однообразны и характеризуются почти или совершенно симметричной тримодальностью.

- например: $\frac{0}{7 : 14 : 6}$ (2450 ♂ . 2375 ♀)
 $\frac{0}{4 : 17 : 4}$ (2450 ♂ . 2365 ♀)
 $\frac{0}{4 : 20 : 4}$ (2123 ♂ . 2125 ♀)

и в общей сложности 61 : 263 : 62 (по всему материалу).

Если допустить, что O эпистатичен над сдвигом вперед и назад, то скрещивание нулей типа Oo×Oo (гетерозиготных) даст 75% нулей, что совершенно не согласуется с действительностью. Ввиду этого необходимо принять, что O не эпистатичен и не доминирует над сдвигами.

2. Предположение рецессивности или гипостатичности O-типа перед сдвигом вперед или назад сразу же разрушается, так как большая численность нулей в каждом скрещивании и расщепление нулей на «плюс»- и «минус»-типы не допускают этой гипотезы.

3. Взаимоотношение сдвигов вперед и назад очень интересно. Просматривая скрещивания фенотипов +×— бросается в глаза большое количество цыплят с типичным строением. Некоторые серии даже исключительно состоят из O-особей. Возникает предположение об аллеломорфизме факторов сдвига вперед и назад и о фене нулевого строения в гетерозиготном состоянии. Предположим, что особи (+ —) фенотипически являются „нулем“. При этом сдвиг обуславливается одной парой факторов и нулевое строение всегда гетерозиготно. Скрещивания противопо-

ложных сдвигов как-будто это подтверждают, но появляющееся, кроме большого % нулей, небольшое количество «плюсов» и «минусов» объяснимо только флуктуацией. Дальнейшие затруднения еще серьезнее. Скрещивание гетерозиготов (O×O) получает картину расщепления в F₂:1:2:1, но очень часто со значительным избытком нулей (напр. 3:31:5). Затем, сдвиги вперед и назад (предп. не флуктуативные) при данной схеме должны быть всегда гомозиготны, а в материале скрещивания +×+ дают всегда известный % и «минусов». В виду всех этих причин, схема (+×—)=O неприемлема. Число факторов сдвига, как и надо было предполагать, не ограничивается одной парой.

4. Гипотеза аллеломорфизма сдвигов вперед и назад разрушается результатами многих скрещиваний. Если сдвиг назад (+) доминирует над сдвигом вперед (—), то скрещивания даже гетерозиготных «плюсов» с рецессивными «минусами» должны давать половину плюсов (гомозиг. плюс даст всех плюсов). В сериях же фенотипов +×— нет перевеса плюс-типов. То же самое и при предположении доминирования сдвига вперед.

Таким образом, необходимо принять различные пары факторов сдвига вперед и назад.

5. Просмотр скрещиваний при гипотезе двух пар факторов сдвига выясняет их взаимоотношения. Так как типичное строение не эпистатично над сдвигом, то его численность и неуклонное и закономерное расщепление в потомстве на сдвиги вперед и назад может быть объяснено лишь его сложной структурой, возникающей при одновременном присутствии двух противоположных факторов сдвига A и B. При допущении этой гипотезы объясняется большой % нулей в скрещиваниях +×— и вообще во всех сериях.

Если A-ген, обуславливающий сдвиг вперед, B—сдвиг назад (гомозиг.—или гетерозиг. состояние факторов A и B для реализации нуля повидимому не имеет значения), то скрещивание 2-х особей с типичным строением таза, формулы AvBb×AaBb реализует отношение типов 3:10:3. Данные всего материала по скрещиваниям фенотипов O×O предположительно такой формулы—таковы:

| | — | O | + | n = 386. |
|--------------------------|------|-------|------|----------|
| Теор. расчет для 3:10:3. | 72,4 | 241,2 | 72,4 | |
| Реализованш. отношение. | 61 | 263 | 62 | |

Сумма реальных уклонений 3-х классов = 43,6.

Сумма вероятн. ошибок классов = ± 15,8.

$$\frac{\text{р. укл.}}{\text{вер. у.}} = \frac{43,6}{15,8} = 2,8$$

Т.-е. реальное уклонение составляет 2,8 вер. ошибки.

Эта суммарная таблица скрещиваний особей типичного строения (из 11 семей) остается в пределах тройной вероятной ошибки и в отдельных скрещиваниях, которые будут приведены ниже. Отношения типов сдвига в скрещиваниях других генотипов при данной схеме факторов тоже близко совпадают с теоретическим расчетом, что говорит в пользу их реальности.

6. Разбор скрещиваний бентамок между собой и с другими породами позволил наметить третий фактор сдвига. Его можно охарактеризовать как рецессивный усилитель сдвига вперед до полной степени (на 1 позвонок). Существование его необходимо допустить для объяснения полных сдвигов вперед (PO на 23-м позвонке) встречающихся только у бентамок. К сожалению, серий чистых бентамок очень немного и они малочисленны. Примером могут служить следующие серии:

- =*) — O +
 618 ♂ . 645 ♀ = 3:2:7:0
 618 ♂ . 3225 ♀ = 3:3:9:0
 618 ♂ . 3223 ♀ = 11:2:19:0

*) — полный сдвиг вперед.

Специфичность полного сдвига вперед для чистых серий бентамок и совершенное отсутствие его в скрещиваниях их с другими породами указывает на его рецессивную природу. Принимая фактор с как усилитель фактора А у бентамок и С—его аллеломорф, имеющийся у других пород, получаем для особей с полным бентамочным сдвигом формулы $AA\bar{b}b\bar{s}s$ или $Aa\bar{b}b\bar{s}s$. Чистые бентамки с типичным строением таза повидимому должны иметь формулу $aa\bar{b}b\bar{s}s$ и, след, во всех скрещиваниях должны вести себя как рецессивы. Однако, это пока совершенно не проверено из-за отсутствия скрещиваний бентамки известной как О-тип с не-бентамкой В или АВ. Установление фактора с как усилителя к А—пока тоже предположительно. Может быть будущий материал обнаружит его самостоятельность от А-фактора.

Таким образом, общим выводом является установление, по крайней мере, трех пар факторов, влияющих на сдвиг:

А—ген, вызывающий сдвиг таза вперед у средних пород кур.

а—его рецессивный аллеломорф у кур, не имеющих сдвига вперед.

В—ген, вызывающий сдвиг таза назад.

в—его рецессивный аллеломорф при отсутствии сдвига назад.

с (провизорно)—усилитель сдвига вперед у бентамок. Комбинация Ас повидимому создает полный сдвиг вперед. Этот фактор имеет доминантный аллеломорф—С, сопровождающий неполные сдвиги типа Аб ($PO=PI$). Может быть с гипостатичен перед В (т.-е. $ABc=O$ -тип).

Соотношение факторов А и В при одновременном их присутствии балансирующее, т.-е. АВ-формы имеют типичное строение таза (PI), иногда лишь со слабыми (повид. флуктуативными) отклонениями в В-сторону. Следовательно:

Аbc—полный сдвиг вперед (бент.).

AbC—неполный сдвиг вперед.

ABC—типичное строение таза.

(и АВс ?).

aBC (с)—сдвиг назад.

abc (C)—гомозиготное тип. строение.

Так как материал неполный и неразнообразный в смысле различных пород кур и комбинаций скрещиваний, то совершенно нельзя утверждать, что этими тремя парами факторов может исчерпываться наследственный комплекс данного признака. Есть отрывочные указания на усложнение вышеприведенной схемы в некоторых гибридных семьях, где наследование изменяется очевидно под влиянием иных или еще других факторов сдвига. Но в виду малого по численности и еще недостаточно прослеженного материала этих семей, сейчас невозможно сделать какие бы то ни было предположения.

V.

Излагая предлагаемые примеры генетических расчетов, необходимо, однако, сделать существенную оговорку. Как было уже сказано, исследование генетики скелета представляет величайшие трудности: во-первых, по невозможности наблюдать признак на живом объекте и вытекающей отсюда невозможности планомерных скрещиваний желаемых типов и, во-вторых, по полной невозможности поручиться, что даже самый чистопородный представитель будет гомозиготным, хотя бы по одному фактору, рассматриваемому—здесь. Поэтому, наблюдая распадение цыплят данной пары родителей на несколько типов, мы не можем категорически решить, имели ли мы дело здесь с флуктуацией или с расщеплением гетерозиготов. Изложенное делает несомненным, что расщепление гетерозиготов во многих случаях действительно имеет место. Но что помимо этого остается на долю флуктуации—мы все-таки не знаем. Возможность флуктуации является очень вероятной хотя бы уже потому, что „нули“ в большом количестве встречаются во всех исследованных сериях.

Примеры скрещиваний по факторам А и В.

1. Скрещивания павловского ♂ № 157.

Павловский петух № 157 имеет неполный сдвиг вперед ($PO=PI$, рис. 2) и является родоначальником ряда скрещиваний с павловской породой. Согласно принятой схеме факторов, его надо признать гомозиготным bb . Его гетерозиготность по А-фактору выясняется на основании его скрещиваний с миноркой ♀ и орловской ♀. Минорка № 177 имела типичное строение таза и с 157♂ дала 4-х потомков $F_1—3$ с тип. строением и 1 со сдвигом назад. Если предположить, что 157♂ гомозиготен по А-фактору, то появление в его потомстве особи со сдвигом назад необъяснимо. Скрещивание с орловской ♀ 179, имевшей сдвиг назад, дало 5 особей, из которых 4 тип. строения и 1 неизв., но с предполагаемым сдвигом назад, что тоже указывает на гетерозиготность 157♂ по А. Таким образом, если принять для 157♂ формулу $Aabb$, то 3 „нуля“ его и 1 „плюс“ от ♀ минорки будут понятны.

Гибриды F_1 были скрещены *inter se*. Две из полученных серий подобны друг другу и принадлежат особям с типичным строением таза. Так как распределение типов в потомстве „симметричное“, без преобладания „плюсов“ или „минусов“, то эти особи очевидно принадлежат к генотипам $AaBb$.

Теоретический расчет и полученные результаты этих скрещиваний таковы:

| | |
|--|--------------|
| | — 0 + |
| $AaBb♂ \times AaBb♀$; ожидаемая схема | 3:10:3 |
| a) 2450♂ . 2365♀ ожид. теор. | 4,7:15,6:4,7 |
| (n=25) реализ. | 4:17:4 |
| b) 2450♂ . 2375♀ ожид. теорет. | 5,2:16,8:5,0 |
| (n=27) реализ. | 7:14:6 |

уклонения в пределах тройной вероятной ошибки.

Третья пара (третья сестра с тем же петухом-братом) дала довольно сильно уклоняющуюся серию:

| |
|----------------------------------|
| c) 2450♂ . 2364♀ получено: 0:8:1 |
| n=9. |

Так как 2364 имеет сдвиг назад, то при ее возможной формуле $aaBb$ (схема 1:4:3) теоретическое отношение довольно близко: реализ. 0:8:1, теор.: 1,1:4,5:3,1.

Однако формула этой третьей сестры остается невыясненной вполне, так как она больше ни с кем не была скрещена.

Скрещивание 157♂ с орловской 179♀, имеющей сдвиг назад, дало почти всех потомков типичного строения (нули типа АВ). Некоторые из потомков F_1 были скрещены друг с другом, но достаточная по численности серия имеется только одна. Гибрид F_1 орловско-павловский ♂ 2018 с типичным строением таза был скрещен с его сестрой, ♀ 2019, строение таза которой еще неизвестно. Серия такова: 1:6:6 (n=13). Серия реально отличается от серий от двух „нулей“ значительным преобладанием сдвигов назад, что заставляет предполагать у этой ♀ сдвиг типа $aaBb$. Если принять эту формулу, то скрещивание представится в виде:

| |
|---------------------------------------|
| $♂ AaBb \times ♀ aaBb$ (схема 1:4:3). |
| n=13. теор. ожид.: 1,6:6,5:4,9 |
| реализ.: 1:6:6 |

Дочь из этой серии, повидимому, тоже со сдвигом назад, как и мать, скрещенная с отцом, дала такую же картину:

| | | |
|---------------------------|-------------------------|-------|
| 2018♂ . 2310♀ | — 0 + | (n=9) |
| | 0:5:4 | |
| При гетерозиготности по В | При гомозиготности по В | |
| реализ.: 0:5:4 | реализ.: 0:5:4 | |
| теор. ожид.: 1,1:4,5:3,3 | теор. ожид.: 0:4,5:4,3 | |

Вопрос остается нерешенным.

Павловский петух 157 был скрещен далее с индийской ♀ 15, типичного строения таза с минус-тенденцией. В F_1 получено 6 потомков, некоторые из которых известны по сдвигу. Скрещивание F_2 разделяется на 2 части по двум братьям индо-павл. F_1 , о которых уже говорилось выше.

♂ 2123 был скрещен с 3 сестрами. Были получены три очень сходные серии цыплят с симметричным распределением типов сдвига, что характерно для скрещиваний дигетерозиготов 0×0 . Поэтому было сделано предположе-

ние о принадлежности всех этих кур к нулевому типу. Смерть одной из них оправдала предсказание. Поэтому можно думать, что формулы этих кур таковы: $AaBb \times AaBb$.

Серии следующие:

- a) 2123♂. 2003♀ (предсказ. к оправд. 0-тип.).
 $n=41$. теор. ожид.: 7,7:25,6:7;
 реализ.: 6:29:6.
 б) 2123♂. 2003♀. теор. ожид.: 9,4:31,2:9,6
 $n=50$. реализ.: 11:35:4.
 в) 2123♂. 2125♀. теор. ожид.: 5,2:17,3:5,2
 $n=28$. реализ.: 4:20:4.

Суммирование этих 3-х серий дало:

- $n=119$. теор. ожид.: 22,2:74,4:22,2
 реализ.: 21:84:14.
 сумма реальн. уклон. классов = 19,2
 сумма вер. ошибок классов = $\pm 12,6$

Скрещивание двух из этих сестер с другим их братом 2124♂ дало две серии иного характера, указывающих на принадлежность 2124♂ к иному генотипу, чем его брат 2123♂. Большая тенденция давать «минусы» указывает на возможный сдвиг вперед у этого петуха. Особенно различны серии этих двух братьев с одной и той же сестрой 2001♀, имеющей типичное строение таза.

- a) 2123♂. 2001♀, получ. 6:29:6.
 б) 2124♂. 2001♀, получ. 5:6:0.

Это заставляет предположить для петуха 2124 формулу $Aabb$ (при гомозиготности по A необъяснимы все же имеющиеся в др. его потомстве плюс-типы).

Таким образом при схеме $Aabb♂ \times AaBb♀$ получим:

- 0 +
 a) 2124♂. 2001♀ теор. ожид.: 4,2:5,5:1,2
 $n=11$. реализ.: . . . 5:6:0.
 б) 2124♂. 2125♀. теор. ожид.: 6,4:8,5:2,1
 $n=17$. реализ.: . . . 5:10:2.

Суммирование обеих серий дает:

- $n=28$. теор. ожид.: 10,5:14:3,5
 10:16:2.

Уклонения в пределах вер. ошибки.

2. Скрещивание орловского петуха № 57.

Орловский ♂ 57, имеющий сдвиг таза назад (рис. 4), произошел от пары орловских родителей с типичным строением таза. Он должен быть гетерозиготен по B -фактору, что следует из скрещивания его с его дочерью фавероль-орловской ♀ 2337, несомненно имеющей сдвиг назад. Наличие в их серии нулей (ок. 4%) объяснимо лишь при условии гетерозиготности по B ♂ 57. (В данном случае возможность флуктуации не принята во внимание). Таким образом, формула 57 ♂ может быть такова: $aabB$. Он был скрещен с уже упоминавшейся индийской ♀ 15 (тип. строения таза) и в F_1 от этой пары было получено 9 особей, 6 из которых оказались с типичным строением таза. 3 куры F_1 были скрещены с их братом.

Серии таковы:

- 0 +
 a) 2302♂. 2301♀ — реализ.: . . 3:11:6 ($n=20$).
 б) 2302♂. 2302♀ — реализ.: . . 6:31:9 ($n=48$).
 в) 2302♂. 2306♀ — реализ.: . . 8:25:4 ($n=37$).

Серии имеют симметричное распределение типов как при скрещивании дигетерозиготов $O \times O$ и сделанное предсказание о принадлежности этих особей F_1 к O -типу оправдалось после смерти ♀ 2301. Таким образом, при схеме $AaB \times AaBb$ суммированные результаты этих 3-х серий таковы:

- 2302♂. (2301, 2303, 2306♀) теор. ожид.: 19,7:65,6:19,7.
 $n=105$. реализ.: . . . 17:67:21

Уклонения очень незначительны и нереальны.

Орловский ♂ 57 был скрещен с орловской ♀ 632, имеющей типичное строение таза. Были получены две дочери (2977 и 3317 ♀♀, живы), которые были скрещены

с ♂ 2302 инд.-орл F_1 (сыном 57 ♂). Обе серии дали очень большой % сдвигов назад:

- 2302♂. 2977♀ реализ.: 0:18:7 ($n=25$).
 2302♂. 3317♀ реализ.: 0:25:15 ($n=40$).

Отсутствие минусов заставляет предполагать гомозиготность ♀♀ по B -фактору особенно в скрещивании 2302.2977, где при схеме $AaB \times AaBb$ ♀♀ получается очень близкое совпадение с теоретическим расчетом:

- реализ.: 0:18:7
 теор. ожид. при ♀ = $AaBb = 0:18,7:6,25$

VI.

При изложении рассмотренных скрещиваний мы условно принимали, что флуктуации нет. Весьма удовлетворительное совпадение теоретических расчетов с наблюдавшимися фактами показывает, что наша гипотеза о существовании 3-х пар генов вероятно недалеко от истинного положения дел. Этим однако приходится пока ограничиться. До тех пор, пока топографический план хромозом курицы остается невыясненным, трудно распутать оказавшийся столь генетически-сложным вопрос. Мы оказываемся в том же положении, как и исследователи генетики роста кур, силы материнских инстинктов, яйценоскости и др. количественных признаков. Мы должны очевидно искать тех «сигнальных» генов (см. стр. 4), которые, располагаясь в одной и той же хромозоме, как и интересующие нас гены скелета, помогали бы следить за ними и распознавать их наличие там, где обычным наблюдением их установить нельзя.

В этом направлении начата работа. Более или менее значительный материал пока собран относительно генов $tifa$, $suso$ и др.

Однако генетической корреляции между генами сдвига и $tifa$ и $suso$ повидимому не существует. Распределение генотипов получается независимое.

| | — | 0 | + |
|-----------|-----------|-----------|----------|
| $tifa_2$ | 12 (14,0) | 55 (51,3) | 6 (13,3) |
| $atifa_2$ | 7 (5,0) | 19 (16,6) | 7 (5,0) |

$n=106$

| | — | 0 | + |
|-----------|---------|-----------|---------|
| $suso_2$ | 8 (5,1) | 35 (18,2) | 4 (3,4) |
| $asuso_2$ | 7 (5,1) | 23 (17) | 6 (5,1) |

$n=109$

Расчет по схеме скрещивания производителей F_1 $AaBb \times AaBb$ при гетерозиготности по $tifa$ и $suso$ в F_2 индо-павловских гибридов (2123♂. 2001, 2003, 2125♀). (В скобках теоретическое ожидание).

При попытках выяснения причин флуктуации, прежде всего, возникает вопрос о влиянии веса и формы яйца на:

| грамм. | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 |
|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| — | | | | | | | | 1 | | 4 | 2 | | | | | |
| 0 | 1 | | 1 | | 3 | 1 | 3 | 2 | 3 | | 2 | | | | | 1 |
| + | | 2 | | 1 | | 1 | | | | 1 | 1 | | | | | 2 |

Вес яйца—сдвиг тазовых костей (1 семья).
 2302♂ 2303♀.

сдвиг таза (принимая во внимание преобладание у крупных пород сдвига назад, а у мелких—вперед). Однако,

| gramm | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 |
|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| -- | 1 | 1 | | 1 | 1 | | 2 | 1 | | | | 1 |
| 0 | 3 | | 2 | 4 | 4 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | |
| + | | | | | | 1 | 1 | | | | | |

Вес яйца—сдвиг тазовых костей (II семья).

2123 ♂ 2003 ♀

| m/m | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 | 62 |
|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| — | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 0 | 1 | 1 | | 2 | 1 | 5 | 4 | 3 | 2 | 2 | | 2 | |
| + | | | | | | | | 1 | | | | | |

Длина яйца—сдвиг тазовых костей (II семья).

2122 ♂ 2003 ♀

разбор нескольких семей не обнаружил никакой корреляции между сдвигом таза и весом яйца и его длиной.

Примерами могут служить следующие 4 таблички. Вертикальные ряды—вес или длина яйца, горизонтальные—

| m'm | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 |
|-----|----|----|----|----|----|----|----|
| — | | | | 2 | 2 | | |
| 0 | | 4 | 2 | 6 | 1 | 4 | 2 |
| + | | | | 2 | 2 | 2 | 1 |

Длина яйца—сдвиг тазовых костей (I семья).

2302 ♂ 2303 ♀

фенотипы сдвига таза. В пересечении рядов—число цыплят, вышедших из яиц данного веса (или длины) и имеющих данный сдвиг таза. Как в отношении веса яйца, так и длины его, цыплята, имеющие сдвиг вперед или назад, вывелись как из маленьких или легких яиц, так и из длинных и тяжелых.

Причина возможной флуктуации лежит очевидно глубже и только дальнейшие исследования при расширении материала, быть-может, ее обнаружат.

А. С. Серебровский.

О наследовании величины эритроцитов у кур

Измерения длины эритроцитов, произведенные у различных чистопородных и гибридных кур, обнаружили значительные различия средней величины у отдельных особей. Измерения производились на сухих нефиксированных и неокрашенных мазках, при чем на каждом мазке промерялась длина 100 эритроцитов. Вариация их длины заключается в пределах от 6 до 13 делений окуляр-микрометра при значении одного деления окуляр-микрометра в 1.225 микрона. Средние из ста промеров колеблются значительно менее, от 8,6 до 10,7 делений ок.-микрометра или соответственно от 10,5 до 13 микронов.

Повторные исследования одних и тех же птиц показали, что величина эритроцитов остается неизменной, вероятно, в течение всей жизни, хотя по произведенным В. В. Герасимович промерам эритроцитов у только-что вылупившихся цыплят, величины получены более высокие. Примером систематических различий в величине эритроцитов могут служить следующие птицы (величины даны в делениях окул.-микрометра).

| | | |
|-----------------------|-------------------------|------------|
| | Средн. из 100 промеров. | Сред. |
| Орловский петух № 708 | 8,85 8,85 8,78 | 8,79±0,03 |
| Англобойцовая курица | | |
| № 1014 | 10,26 9,84 9,96 | 10,02±0,03 |

Статистическая разница между этими птицами достигает 30-кратной средней ошибки, так что реальность ее несомненна.

Исследование нескольких родословных показало ясно наследственное значение подобных различий. В этом отношении особенно выделились два петуха: упомянутый орловский петух № 708 и гибрид F₂ брама-виандотт № 1210. Оба они оказались с очень мелкими тельцами, что бросается в глаза даже при простом просмотре препаратов, благодаря большей округлости эритроцитов. В потомстве обоих этих петухов, согласно нашим и В. В. Герасимович промерам, оказалось значительное количество птиц со столь же мелкими тельцами, и повидимому мы имеем здесь случай моногибридного или в крайнем случае дигибридного расщепления. Доминирование «мелких эритроцитов» почти несомненно, так как других в родословных такие мелкие тельца пока не встречены, а в этих двух родословных прослеживаются в непрерывной передаче от поколения к поколению.

Подлежит выяснению вопрос о том, является ли этот признак свойственным только эритроцитам или всем вообще клеткам тела. Сравнение некоторых элементов пуха и пера, являющихся дериватом клетки (сегменты радиолей, см. ст. Е. Т. Васиной) говорит за возможность подобного толкования; но значительная изменчивость величины этих элементов лишает полученные пока результаты большой убедительности.

Содержание каталазы в крови кур

За последнее время в Институте Экспериментальной Биологии под непосредственным наблюдением и руководством Н. К. Кольцова ведется ряд работ по изучению некоторых физико-химических свойств крови. Цель исследования состоит в том, чтобы выяснить, в какой мере различные свойства крови, например, содержание различных ферментов, аглютинация кровяных телец, их устойчивость по отношению к гемолизу и т. д., различны у различных индивидуумов и насколько эти различия устойчивы и наследственны.

Одной из таких работ является работа С. С. Елизаровой, изучающей показатель фермента каталазы в крови морских свинок. Ей удалось обнаружить, что разным свинкам присущ тот или иной показатель, почти не изменяющийся в течение жизни, что это химическое свойство передается по наследству и менделирует, как любой морфологический признак.

В январе 1922 г. Н. К. Кольцов предложил также и мне определить и изучить показатель каталазы в крови у кур. Для определения показателя я пользовалась методикой А. Н. Баха. Я на ней останавливаться не буду; она изложена во 2-ом выпуске Успехов Института Экспериментальной Биологии 1922 г. Скажу только, что при определении показателя каталазы встретились два следующие затруднения. Во-первых, кровь у птиц очень быстро свертывается, так что брать кровь из сережек, гребней было совершенно невозможно, пришлось брать из вены крыла. При этом способе можно получить кровь в достаточном количестве, так что первые капли ее не принимаются во внимание, как это и требует методика А. Н. Баха. Другое затруднение, встретившееся мне, это то, что показатель каталазы у кур настолько мал (он изменяется в пределах от 0 до 1, у свинок же от 2—11; цифры, еще не переведенные на перекись, а выраженные в цифрах перманганата), что едва поддается определению. Пришлось видоизменить несколько метод, а именно брать не 0,001 раствор крови, а 0,005, что дает возможность повысить точность определения и таким образом выйти за предел технических ошибок. Точность этого метода А. Н. Баха весьма велика, даже удается установить реальную разницу между индивидуумами, очень близко стоящими друг от друга. Если взять индивидуальные пожизненные изменения (таблица № 2) особей 1991, 3722 и 7, то видим, что каждая из них сохраняет индивидуальность колебания своего показателя каталазы (таблица следующая).

| №№ кур. | M ± m | №№ кур. | M ± m |
|---------|-----------|---------|-----------|
| 3722 | 0,26±0,62 | 664 | 1,1±0,06 |
| 7 | 0,75±0,02 | 15 | 1,26±0,05 |
| 1991 | 0,42±0,01 | 663 | 1,5±0,05 |
| 622 | 0,9±0,04 | | |

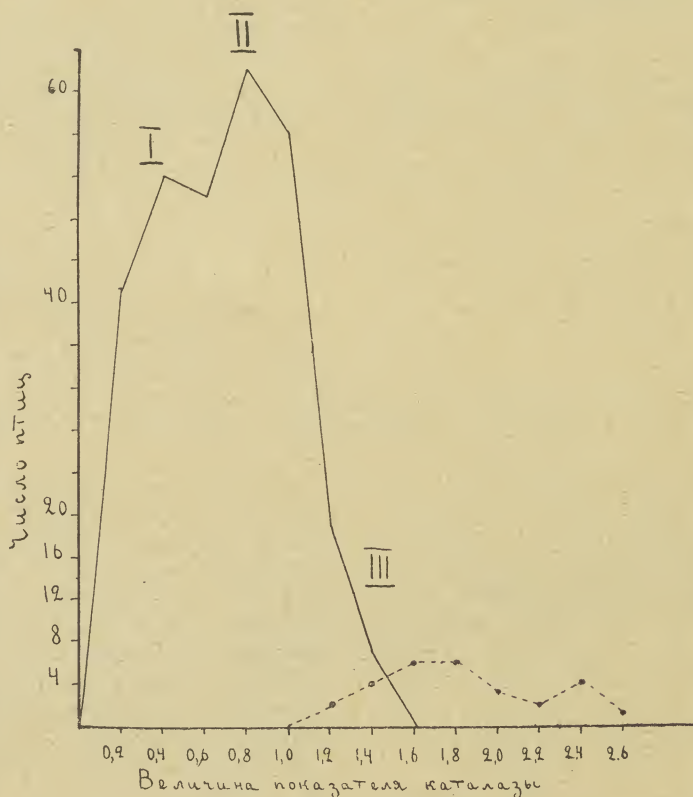


Рис. 1. Распределение кур и индюков по величине показателя каталазы.

Всего происследовано было 280 кур и петухов (многие по несколько раз) и 30 индюков. В результате получен последовательный ряд чисел, изменяющийся для кур (я буду приводить числа уже переведенные на перекись и уменьшенные в 5 раз, прямо сравнимые с цифрами морских свинок) в пределах 0,1 до 1,7, а у индюков от 1,2 до 2,4. При этом было отмечено, что каждая особь имеет свой собственный показатель каталазы, характерный и присущий только ей, хотя и несколько изменяющийся в течение жизни, но не выходя за свои возможные пределы. Это дает возможность весь этот ряд чисел разбить как бы на 3 отдельных группы, характерных только для особой по своим показателям каталазы: I группа от 0,1 до 0,7; II группа от 0,5 до 1,3 и III группа от 1,1 до 1,5. Кривая распределения птиц по величине показателя каталазы иллюстрирует это подразделение на группы (таблица № 1): 1-я вершина соответствует

I группе; 2-я вершина — II группе; отсутствие 3-й вершины можно объяснить малым количеством особей, принадлежащих к этой группе; фактически в числе материала Аниковской станции таких оказалось только 2: индийско-бойцовая № 15 и виандоттка ♀ 663 и их потомки. Некоторая отлогость кривой свидетельствует о наличии III группы. Конечно категорически утверждать, что это так — нельзя, ибо материала еще недостаточно. Другое объяснение отсутствию 3-ей вершины — это следующее. Здесь мы имеем дело с трансгрессирующей изменчивостью: кривая одной группы заходит своими крыльями за другую, вследствие чего вершины всех групп сближены между собой. Возможно, что кривые II и III группы настолько находят друг на друга, что нет возможности выделить отдельные вершины. Особи, фенотипически принадлежащие ко II группе, могут генотипически являться представителями III группы. На этом я остановлюсь впоследствии, когда перейду к генетической части моей работы.

Для выяснения границ возможных колебаний каждой

группы, а также постоянства показателя каталазы и возможного размера жизненных колебаний для данной особи, были предприняты следующие исследования. Были взяты по 2 представителя каждой предполагаемой группы и часто исследованы с осени более систематично. Так что они были исследованы раз 12 в течение года с марта или апреля 1922 г. до февраля 1923 г.

Для 1-ой группы была взята курица орпингтон 1991, петух орпингтон 3725 ♂ и петух гудан № 7. Показатель их каталазы в течение этого года изменялся у ♀♀ 1991 между 0,5 и 0,4, у петуха 3725 от 0,4 до 0,2 и у гудана от 0,3 до 0,4 (таблица № 2).

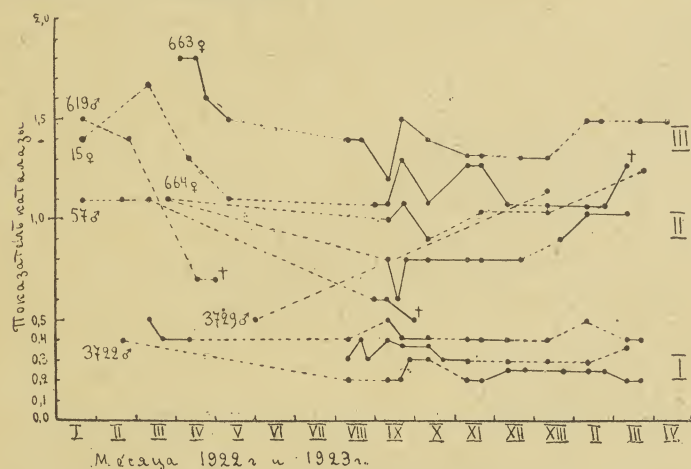


Рис. 2. Пожизненные колебания каталазы у кур.

Представителями 2-ой группы были взяты виандотт 622 и 644; их показатели колеблются у 1-ой от 1,1, до 0,6, у 2-ой от 1,1, до 0,9.

Представителями III-ей группы были взяты виандотт 663 ♀ и индийская бойцовая 15 ♀. № 663 варьирует от 1,8 до 1,2, а индийская бойцовая от 1,7 до 1,1.

Итак, мы видим, показатель каталазы при жизни колеблется у каждого индивидуума в известных пределах, за пределы своей группы они не заходят. Но наряду с этим сильные патологические изменения, в особенности сильное малокровие, понижает содержание каталазы крови и показатель каталазы как бы выходит за пределы своей группы. Пример (таблица № 2): петух 619 итальянский с показателем III группы 1,5 заболевая понижает свой показатель до 0,8, то-есть середины II группы. Другой петух, орловский 57, представитель II группы с показателем 1,1 заболевая понижает до 0,6, перед смертью — до 0,5, то-есть до середины I-ой группы. Обратное явление: петух № 3723 индо-павловский, будучи малокровным, отсталым в развитии, дает показатель 0,5, середины I группы, затем весной следующего года, когда петух окреп, доразвился и стал годным для скрещивания, он дает показатель каталазы 1,1, один из наивысших II группы.

Но не было ни одного случая, чтобы показатель III группы понизился бы до представителей I группы и показатель II группы понизился бы до представителей I группы: с наименьшим показателем, хотя представители I группы при сильном малокровии понижают свой показатель до 0,1 едва уловимой величины. Во всех этих случаях видно, что показатель каталазы как бы выходит за пределы своей группы и переходит до середины соседней. Но это не есть переход одной группы в другую, а крайние возможные колебания каждой группы. И это явление есть лишнее доказательство того, что кривая распределения одной группы находит на другую.

Изучая последовательный ряд определений, произведенных в течение одного года над одной курицей или петухом, можно отметить известные колебания в показа-

теле каталазы, которые носят характер сезонных изменений. Есть ряд кур и петухов, которые были исследованы весной 1922 г., затем осенью 1922 г. и весной нынешнего года. Получилось, что осенью в период линьки и покоя, показатель каталазы понижается, весной же показатель повышается (таблица № 3). Может быть заключение, что это есть сезонные колебания, а не изменения, нося-

| №№ кур. | Показатель каталазы. | | |
|---------|----------------------|---------------|---------------|
| | Весна 1922 г. | Осень 1922 г. | Весна 1923 г. |
| 3264 ♀ | 0.1 | 0.1 | 0.2 |
| 1023 ♀ | 0.6 | 0.5 | 0.6 |
| 1223 ♀ | 0.8 | 0.6 | 0.9 |
| 2003 ♀ | 0.9 | 0.5 | 0.8 |
| 1215 ♂ | 0.9 | 0.8 | 1.1 |
| 1224 ♂ | 1.1 | 1.0 | 1.2 |
| 2303 ♀ | 1.1 | 0.9 | 1.2 |
| 2301 ♀ | 1.2 | 0.8 | 1.0 |
| 3496 ♂ | 1.2 | 0.8 | 1.1 |

Таблица 3. Сезонные колебания показателя каталазы у кур.

щие чисто случайный характер, и преждевременно. Решить этот вопрос можно будет лишь тогда, когда накопится достаточный фактический материал за несколько лет. К сожалению, как раз те куры, которые были исследованы более подробно в этом отношении, были взяты не очень удачно, так как они стары, весной этого года находятся в плохом состоянии, вследствие чего я думаю и не дали ожидаемого под'ема показателя каталазы. Выяснение этого вопроса одна из задач будущей работы.

Относительно деления кур на группы по величине показателя каталазы в крови можно отметить следующее интересное явление. К разным группам относятся разные породы кур: так, к I группе относятся тяжелые породы, медленно оперяющиеся, как орпингтоны, фавероли, кохинхины, плимутроки; ко II группе — быстро оперяющиеся: орловская порода, английские бойцовые, бентамки и также виандотты и гибриды, полученные от скрещивания павловской и орловской породы с некоторыми другими; к III группе принадлежат индийско-бойцовая, одна виандоттка и их потомки. Но за последнее время к I группе отошло много простых беспородных кур быстро оперяющихся, совсем другого общего *habitus'a*, чем орпингтоны, фавероли и т. д. Я нарочно подчеркиваю простые, так как другие породы не вошли в состав I группы. Происхождение же простых кур нам неизвестно, они могли иметь прародителем любого представителя I группы. Это положение, принадлежность определенной породы к определенной группе, можно сказать, не является следствием

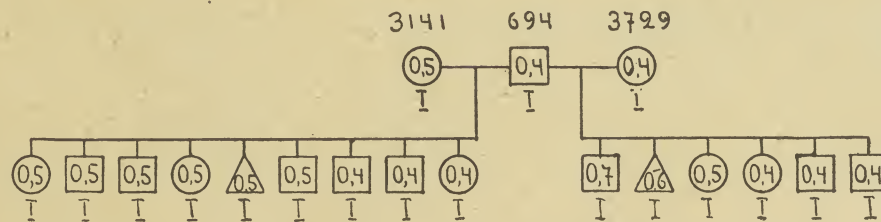


Таблица № 4. Скрещивание 694 ♂ с ♀ 3141 3729.

случайного подбора материала на Аниковской станции. Так, профессором М. Ф. Ивановым *) были любезно представлены для исследования орпингтоны в числе 18 — палевые и черные, только-что привезенные из Англии в птич-

*) Пользуюсь случаем выразить благодарность за оказанную любезность профессору М. Ф. Иванову и Е. С. Фрейман.

ник при кабинете частной зоотехнии Тимирязевской Академии. Все орпингтоны оказались с показателями 0,2, 0,3, 0,4, 0,5 и один только с показателем 0,8 (который может быть, конечно, крайним пределом I группы). Затем были исследованы фавероли в числе 15 из Бутырского хутора в хозяйстве Е. С. Фрейман. Все они, кроме двух, оказались принадлежащими к I группе.

Переходя теперь к генетическому анализу этого материала, можно задать себе следующий вопрос: что из себя представляет каждая группа, есть ли это отдельный признак, свойственный данной особи, передается ли он по

В результате они дали:

| | I | II | III | Всего. |
|--------|---|----|-----|--------|
| № 664 | 5 | 6 | 2 | 13 |
| № 622 | 1 | 3 | — | 8 |
| № 3451 | 1 | 3 | 2 | 6 |

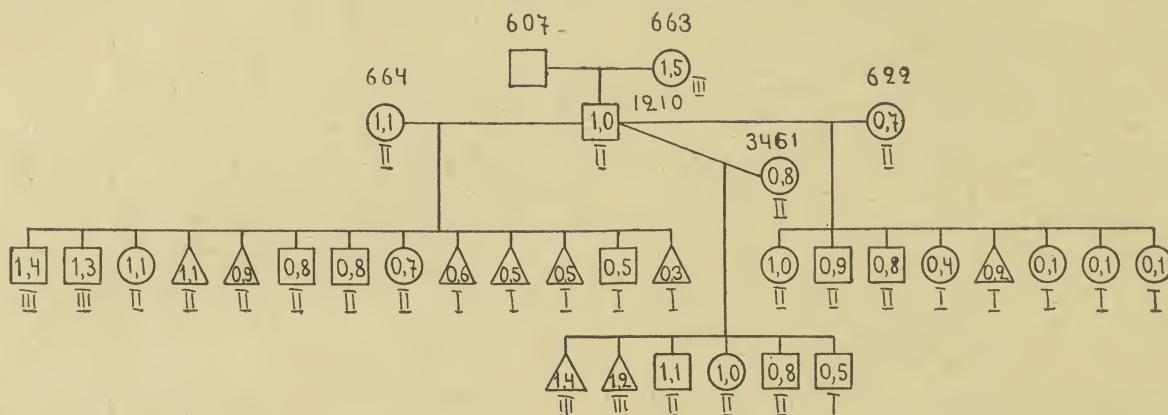


Таблица 5. Скрещивание ♂ 1210 с ♀ 664, ♀ 622, ♀ 3451.

наследству и если он наследствен, то каким схемам менделирования следует. Многого в этом отношении сделать не удалось, так как для выяснения этого вопроса специальных скрещиваний не было поставлено. Пришлось пользоваться наличным материалом, то-есть исследовать семьи, составленные для других целей. Все же удалось выяснить, что эти группы передаются по наследству.

Если скрестить I группу с I-ой, то дети будут принадлежать к I группе. Семья орпингтонов, принадлежащих к I группе, дает в потомстве также представителей I группы. Другой пример—семья курчавого петуха 694. К этому петуху с показателем 0,4 подсажены куры 3141 орл.-павл. и 3729 фав.-орлов., случайно оказавшиеся тоже представительницами I-ой группы, то-есть с показателем 0,5 и 0,3. Все их потомки в числе 17 оказались принадлежащими к I группе, то-есть с показателем 0,4, 0,6 и 0,7 (таблица № 4).

Скрещивание II группы со II дало в некоторых случаях также потомков II группы. Были скрещены породы орловских с показателем 1 и 1,1 и породы бен-тамок с показателем 0,9 дали всех детей с показателем 0,9, 1 и 1,1, то-есть представителей II группы.

С другой стороны, в других случаях в 2-х семьях при скрещивании представителей II группы между собой дало картину расщепления, то-есть дало детей с показателем как и I, так II, так и III.

Разберем семью брама-виандотта ♂ (таблица № 5). Показатель каталазы у петухов—1. Мать этого петуха-виандотта 663 с показателем III группы=1,5; К нему подсажены 3 виандоттки 664, 622 и 3451; все они, как и он, представительницы II группы с показателем каталазы=0,7, 0,9 и 0,9.

Скрещивание петуха 3303 с показателями II группы 0,8 (полученного от петуха 1025 ♂ II группы с показателем 1,1 и матери 659 простой с показателем каталазы 0,5 I группы) с двумя курами II группы (матерью обеих этих кур были 663 из III группы) 1293 и 1223 и 2-мя курами I группы дало детей.

| | I | II | III | Всего. |
|--------|---|----|-----|--------|
| № 659 | — | 2 | — | 2 |
| № 1023 | 2 | — | — | 2 |
| № 1223 | 3 | 1 | — | 4 |
| № 1023 | 4 | 4 | 1 | 9 |

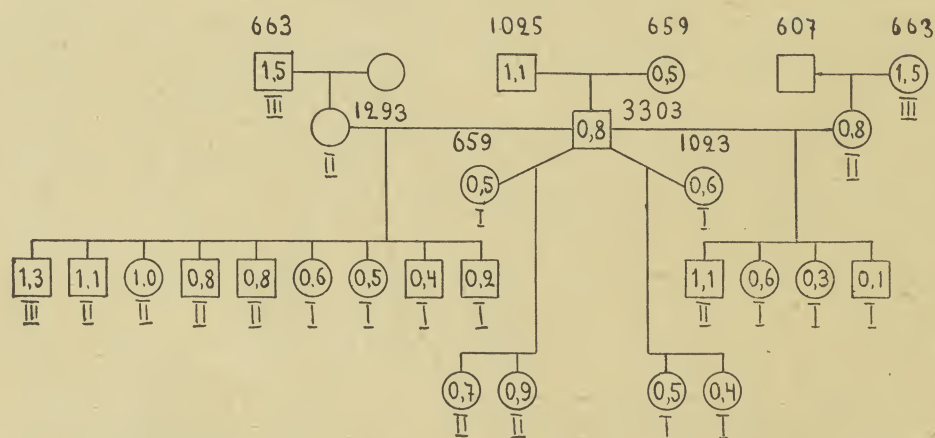


Таблица № 6. Скрещивание ♂ 3303 с ♀ 1293, ♀ 659, ♀ 1023 и ♀ 1223.

Две же особи с низким показателем каталазы дают 2 потомков с показателем II группы и обоих с показателем I группы. Здесь получилось как бы обратное скрещивание, отсюда половина детей со средней, половина с низкой. Точной картины расщепления, а именно точного классического отношения, как 3 : 1 или 9 : 3 : 3 : 1, или какого-нибудь другого по этим данным, конечно,

установить нельзя, так как и материал страдает одной погрешностью, а именно: многие из цыплят данного скрещивания слабы и малокровны и поэтому их истинный показатель каталазы должен находиться в более высокой группе. Этот факт меняет картину расщепления, но во всяком случае эти 2 скрещивания дают как бы право сказать, что наследование ферментативных свойств кур носит как бы про-

межуточный характер. I группа с III дает II. Однако, как уже раньше было сказано, II группа, скрещиваясь со II, дает, не расщепляясь, представителей II группы. Это указывает на то, что мы здесь имеем генотипический разнородный материал. Благодаря сильной трансгрессирующей изменчивости, кривая II группы сильно накладывается на III. Благодаря этому, представители II группы, являясь гетерозиготными, фенотипно схожи с представителями III группы, гомозиготными по своей сущности. Особи же 663

Можно было бы решить, что I группа доминирует. Но вполне возможно генотипический состав показателя фермента каталазы не простого типа AA, Aa и aa, а более сложного. Каждая группа есть выражение не одной наследственной единицы, а есть еще в наличии какой-либо фактор, который и обуславливает ту или иную группу. Конечно небольшое количество фактического материала не дает еще права заключить о наличии и функции этого фактора, существование которого вполне ясно и

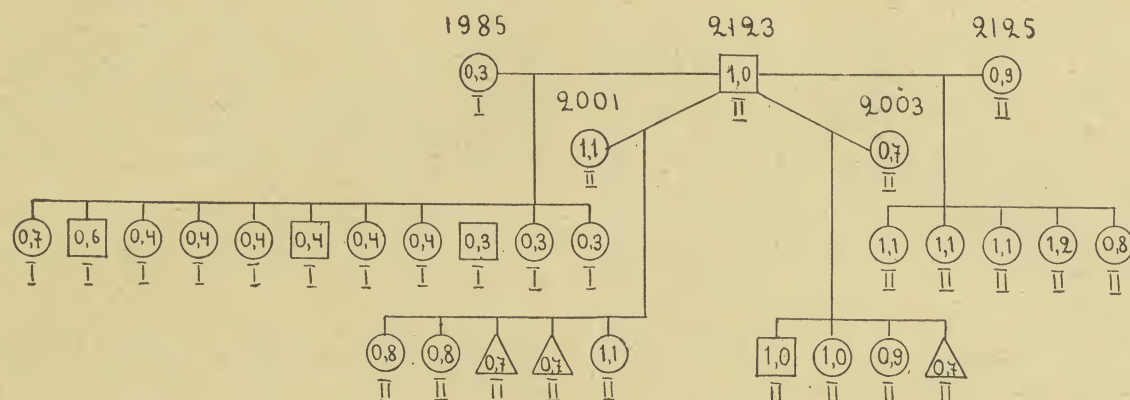


Таблица № 7. Скрещивание ♂2123 с ♀2001, ♀2003, ♀2125, ♀1985.

и 15, с очень высокими показателями 1, 5 и 1, 3, являются только крайними членами вариационного ряда III группы.

Но было исследовано еще одно любопытное скрещивание, на первый взгляд противоречащее предыдущим (таблица № 7). Петух индо-павловский 2123 (мать его индейская бойцовая 15 с показателем 1,3) скрещен со своими сестрами 2001, 2002, 2003, 2125. Все их потомки или с показателем III группы или II группы. Но к нему была подсажена простая курица 1985 с показателем каталазы 0,3, то-есть принадлежащей к I группе. Все ее дети, в числе 11-ти, оказались с показателем 0,3, 0,4, 0,6 и один с 0,7, то-есть показателем каталазы I группа.

доказано у морских свинок. (Статья Н. К. Кольцова: О наследственности химических свойств крови. «Успехи Экспериментальной Биологии», т. I, выпуск 3 и 4). Выяснение этого вопроса есть задача ближайшего будущего. Путем определенных скрещиваний подлежат выяснению следующие вопросы: Существованием каких факторов обуславливается появление той или иной группы? Действуют ли тут ослабители или усилители? Существует ли какое-либо сцепление этого физиологического фактора, выраженного отвлеченным числом (показателем фермента каталазы) с каким-нибудь другим фактором, имеющим внешнее проявление, вследствие чего легче изучаемым?

Генетика роста и величины кур

Изучение генетики роста кур велось путем периодических взвешиваний кур и цыплят, начиная с момента вылупления из яйца. 1-й год работы носил рекогносцировочный характер, когда имелось в виду выяснить зависимость веса цыпленка от различных факторов (вес яйца, первоначальный вес цыпленка, время вывода, коэффициента использования яйца). Полученный материал послужил для изучения изменчивости веса и позволил наметить ряд скрещиваний с целью выяснения генетической природы роста.

Изменчивость роста. Для построения кривой веса кур, весь имеющийся материал был разбит на классы с интервалами равными 0,2 kg.

На кривой веса кур *) ясны 3, б.-м., обособленные вершины. 1-я вершина соответствует первому классу, 2-я—шестому классу и 3-я—девятому классу. В 1-ю группу входят чистые бентамки, во 2-ю—метисы минорко-павловские, беспородные куры, в 3-ю—индо-бойцовые, орпингтоны, фавероли, орловские виандотты и их метисы с орловскими индо-бойцовыми. Интервал между 1 и 2 группой занимают метисы бентам с другими породами, главным образом, с павловскими; интервал между 2-ой и 3-ей группой занимают метисы индо-павловские и орловско-павловские. Группировка была бы, несомненно, иная, если бы в птичнике были в достаточном количестве куры павловской породы, которые, несомненно, составили бы особую группу. Таким образом, намечается как бы 4 группы по весу: 1—бентам, 2—павловцы, 3—группа беспородных и минорки и 4—группа всех более крупных пород. В птичнике есть одна курица орловской породы, резко выделяющаяся по весу от остальных крупных пород, но по одной курице судить о наличии еще 5-ой группы не приходится. Разумеется, что здесь имеются в виду группы, б.-м., обособленные, но возможно, что имеется целый ряд групп сильно трансгрессирующих, а потому трудно выделяемых.

Таблица I.

Классы по весу: I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII
Число кур 6 3 3 2 4 7 6 5 7 7 2 2 1

Этот вывод подтверждается и на материале, полученном при взвешивании кур на одной из московских выставок птицеводства, где отсутствовали и бентамки и павловские. Прилагаемое распределение кур по классам говорит о наличии 2-х групп по весу, при чем в 1-ю

группу, вершина которой соответствует 5-му классу, входят минорки и леггорны, во вторую входят, главным образом, лангшаны, плимутроки, фавероли, виандотты, орпингтоны. Интервал между 1 и 2 группой занимают по преимуществу англобойцовые. (См. табл. II).

Таблица II.

Классы по весу: I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV
Число кур 2-3 л. 5 5 5 6 9 9 6 2 1 1 4 1 0 1

Половой коэффициент. Материал, полученный при взвешивании кур на выставке, дал возможность вывести половой коэффициент (отношение среднего веса петуха к среднему весу курицы) для различных чистых пород. Этот коэффициент имеет значение в дальнейшем при сопоставлении веса петуха и веса курицы. Следующая табличка показывает величину коэффициента у различных пород:

| | 1-летние. | 2-летние. |
|--------------------------|-----------|-----------|
| Минорки | 1.09 | 1.36 |
| Палевые орпингтоны . . . | 1.10 | 1.17 |
| Англобойцовые | 1.28 | 1.50 |
| Лангшан | 1.13 | 1.21 |
| Плимутрок | 1.35 | — |

Эти данные показывают во-1) что половой коэффициент варьирует в зависимости от породы, а во-2) что половой диморфизм (в смысле веса) у кур усиливается с возрастом.

Вес цыплят. Зависимость веса цыплят от веса яйца и первоначального веса их. Этот вопрос изучался методом определения корреляции. Коэффициент корреляции (r) вычислялся по формуле Vouga в пределах групп, заключающих потомство кур, несущих яйца приблизительно одного и того же веса.

| | r. | eg. |
|---|------------|-----|
| г—между вес. яйца и первонач. вес. цыпленка . | 0,77±0,03 | |
| » » » » » весом 5-дневн. цыпленка . | 0,66±0,101 | |
| » » » » » » 10 » » » » » | 0,62±0,11 | |
| » » » » » » 15 » » » » » | 0,56±0,09 | |
| » » » » » » полуторамесеч. цыпл. | 0,36±0,15 | |

Таблица III.

| Семья | Корреляция между первым весом и весом: | | | | | | | |
|-------------------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 15 дн. | 20 дн. | 25 дн. | 30 дн. | 35 дн. | 40 дн. | 45 дн. | 50 дн. |
| 694 × 3729 . . . | 0.82±0.01 | 0.70±0.16 | 0.76±0.13 | 0.73±0.05 | 0.66±0.18 | 0.68±0.17 | 0.79±0.12 | 0.83±0.09 |
| 1210 × 622 . . . | 0.63±0.14 | 0.64±0.14 | 0.52±0.18 | 0.69±0.12 | 0.78±0.09 | 0.71±0.12 | 0.69±0.12 | — |
| 2123 × 1985 . . . | 0.31±0.25 | 0.28±0.25 | 0.33±0.24 | 0.31±0.25 | 0.37±0.23 | 0.37±0.23 | 0.38±0.23 | — |

Как показывает табличка, r—высокий в первые дни жизни цыпленка, падает к концу 2-го месяца. Следовательно, очень тесная связь между весом яйца и весом цыпленка существует лишь тотчас по вылуплении из яйца. Проследить эту зависимость далее мы не могли в силу вполне есте-

*) Взят только вес кур, так как для петухов материал слишком незначителен.

ственного изреживания групп. Иную картину мы наблюдаем при рассмотрении корреляции веса цыплят с их первоначальным весом. Здесь мы наблюдаем несомненную зависимость, неизменяющуюся с возрастом. Следует отметить, что коэфф. к., довольно постоянный в пределах потомства одной семьи, довольно сильно варьирует от семьи к семье. Иллюстрируем это таблицей III.

Влияние времени вывода цыплят на вес.

Сопоставление среднего абсолютного веса одновозрастных цыплят разновременных выводков производим в пределах отдельных семей, имеющих более или менее достаточное количество цыплят. Следующая таблица иллюстрирует изменение среднего абсолютного веса цыплят в зависимости от времени вывода:

| Семьи. | 2123 × 1985 | | | 3303 × 1293 | | |
|------------|-------------|------------|-----------|-------------|-------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| Выводок. | | | | | | |
| Возраст. | | | | | | |
| 5 дней . . | 53.9±1.14 | 35.2±2.39 | 42.2±1.98 | 54.4 | 38.3 | 41.6 |
| 10 » . . | 55.0 | 47.3 | 51.5 | 52.3 | 47.8 | 43.5 |
| 15 » . . | 65.5 | 56.5 | 58.2 | 60.2 | 55.2 | 51.2 |
| 20 » . . | 74.1 | 65.5 | 66.7 | 66.1 | 62.8 | 50.9 |
| 25 » . . | 85.7 | 75.9 | 71.2 | 79.7 | 70.5 | 49.9 |
| 30 » . . | 99.9 | 78.9 | 92.5 | 95.8 | 75.4 | 55.7 |
| 35 » . . | 111.9 | 89.0 | 94.9 | 102.1 | 86.1 | — |
| 40 » . . | 128.4±3.75 | 95.7±12.36 | 98.5±5.22 | 127.5 | 95.5 | — |
| 45 » . . | 141.8 | 113.12 | 112.2 | 146.7 | 109.1 | — |
| 50 » . . | 156.5 | 119.1 | 137.8 | 160.2 | 122.3 | — |

Полученный материал был обработан обычными методами вариационной статистики. Везде разница между 1 и 2 выводками в 5-дневном возрасте превышает свою тройную ошибку. В 40-дневном возрасте разница в среднем абсолютном весе 1-го и 2-го выводков менее надежна, чем таковая в 5-дневном возрасте. Что касается разницы между 2-м и 3-м выводками, то в обеих семьях она столь незначительна, что должна быть признана нереальной, так как не превышает своей 3 ошибки. Следовательно, только 1-й ранне-весенний вывод цыплят требует установления известной поправки при сравнении цыплят этого вывода с цыплятами других выводков.

Наследственность. В 1-й год работы мы не имели нарочито поставленных скрещиваний для разрешения генетической природы роста. Приходилось

пользоваться скрещиваниями, поставленными с другими целями. Самое существенное, что можно было вывести из рассмотрения этих скрещиваний не входя в ближайший разбор их, это то, что рост наследуется по типу промежуточного наследования. Бентам-павловские гибриды F₁ всегда имеют промежуточный вес с некоторым приближением или в сторону павловских или в сторону бентам. Существенным тормозом при количественном учете признаков роста является то, что конечного веса достигают лишь немногие из данной семьи, а потому материал в этом смысле всегда бывает недостаточным, и промежуточный рост не всегда может служить базой, так как здесь приходится учитывать многочисленные условия, влияющие на темп развития цыплят. Из скрещиваний следующего (1923) года остановимся лишь на одном: 5174 (белый виандотт), 4026 (F₁ гибр. англо-бойц. и бентамки). Петух 5174 большой относится к 9 классу по весу (2,5 kgr.) Вес 4026—1,3 kgr—промежуточный между весом ее отца 2978 (1, 6 kgr) и матери 644 (0,8 kgr) и относится по весу к 4-му классу. Из 4-х потомков, достигших 10-месячного возраста, 3 получились с весом от 1,05 до 1,45 kgr., а одна (5504) значительно меньше первых трех и достигла лишь 0,8 kgr., несмотря на то, что происходит из более раннего вывода, чем остальные. Насколько можно судить по промежуточному росту, произошло расщепление по весу. Петух 5174 чистопородный виандотт гомозиготный по весу. Курица 4026, несомненно, по весу гетерозиготна. Появление здесь особи по весу близкой к бентамкам, указывает доминантность бентамочного роста или, что то же, на доминантность тормоза роста. Если присутствие тормоза обозначим через А и его отсутствие через а, то 4026 будет иметь формулу Аа, а 5174 формулу аа, т.-е. здесь мы имеем обратное скрещивание и половина потомства должна быть гетерозиготной по тормозу и половина гомозиготна по отсутствию тормоза.

Изучение других родословных показало, что несомненно должен иметься целый ряд генов, влияющих на рост, а потому надо притти к заключению, что путь которым шла работа в продолжение 2-х лет, т.-е. путь изолированного учета признаков роста, не сулит многого; в виду того, наряду с ним необходимо перейти к отысканию корреляций генов роста с хорошо изученными признаками качественного характера, т.-е. перейти к нахождению материала для построения плана хромозом. Это даст возможность определить месторасположение различных генов роста в хромосомах.

Генетика яйца и яйценоскости

ГЕНЕТИКА ЯЙЦА.

Главнейший вывод, к которому пришла станция на основании своих четырехлетних работ, заключается в том, что практическое применение генетики к проблеме улучшения пород кур должно сосредоточить большую часть своего внимания на генетике яйца. Значение генетики яйца определяется двумя моментами. Во-первых, яйцо является главным продуктом птицеводства, и поэтому такие элементы его, как величина, транспортные свойства и пр., имеют непосредственно первенствующее экономическое значение. Этот вопрос не требует дальнейшей аргументации. Но наряду с этим выясняется и другая важная сторона генетики яйца. Мы разумеем и н к у б а ц и о н н ы е его свойства. Знакомство наше с различными курами птичника показало нам существование громадных различий в этих инкубационных свойствах. В то время, как из яиц одних кур цыплята вылупляются в большом количестве и совершенно благополучно, яйца других кур, инкубируемые в тех же условиях, дают ничтожный процент вывода, тогда как большая часть зародышей погибает на разных стадиях развития.

Мало того. Цыплята кур, яйца которых дают высокий % вывода, оказываются гораздо более здоровыми, лучше развиваются, по крайней мере, в молодом возрасте, тогда как из яиц кур, дающих плохой % вылупления, даже вылупившиеся цыплята оказываются кволями, нездоровыми и в громадном % случаев погибают.

Ниже мы приведем данные в пользу сказанного. Но совершенно очевидно, что если здоровье цыплят зависит от свойств яйца, из которого цыпленок выходит, то тем самым определяется и первенствующее значение свойств яйца для здоровья и силы данной породы. Слабые цыплята в большинстве дадут и слабые кур, здоровые цыплята разовьются в большинстве тоже в здоровых птиц и желая поэтому вести улучшение пород кур мы прежде всего должны улучшать инкубационные свойства яиц.

В чем состоят эти свойства, мы пока еще не знаем. Но вероятно большую роль здесь играют свойства скорлупы и подстилающих ее яйцевых оболочек. Далее должна иметь значение форма яйца, даже его величина, поскольку величина определяет отношение массы яйца к его поверхности, а следовательно и к поверхности дыхания и испарения.

ВЕС ЯЙЦА.

Вес яиц различных кур, имеющих в нашем распоряжении, представляет собой очень большое разнообразие. В то время как самые маленькие зарегистрированные яйца (исключая ненормальные, абортивные) были менее 25 грамм, самые большие (одножелтковые) пре-

вышали 90 грамм, будучи значительно более многих индюшиных. Таким образом, мы имеем кур, несущих крупные яйца, кур со средними и с мелкими яйцами. Если построить общую вариационную кривую веса всех зарегистрированных яиц, то мы получим результаты, приведенные на рис. 1-ом, на основании которой можно составить понятие о том, что является «яйцами среднего веса», «крупными» и «мелкими» яйцами, яйцами обыкновенными и яйцами редкими.

Если, однако, легко констатировать факт разнообразия веса яиц и легко даже наметить кур с «крупными» яйцами, со «средними» и с «мелкими», то совсем не так легко определить, что надо понимать под весом яиц данной курицы. Каждая курица может нести яйца весьма различного веса, при чем колебания эти могут достигать почтенных размахов. Выбрав какую-либо курицу наудачу, напр., № 2306, мы видим, что самые крупные из ее яиц попадают в число «крупных», достигая 60 — 62 и даже 64,5 гр., в то время как наиболее мелкие оказываются действительно мелкими, спускаясь до 41 — 42 гр. Средний же вес (57,8) оказывается близким к среднему весу яиц вообще. С этим конечно общеизвестным явлением изменчивости

мы сталкиваемся здесь на первых же шагах и должны так или иначе выяснить его значение для наших исследований.

Изменчивость веса яиц каждой курицы обнаруживает в общем типичное биномиальное распределение, как бы говорящее за случайный характер каждого данного отклонения. Однако, мы должны попытаться выделить — хотя бы априори — возможные факторы, могущие влиять на величину яйца.

Сезонные изменения веса яиц. Прежде всего мы должны выяснить вопрос о том, не подчинены ли каким-либо закономерностям колеба-

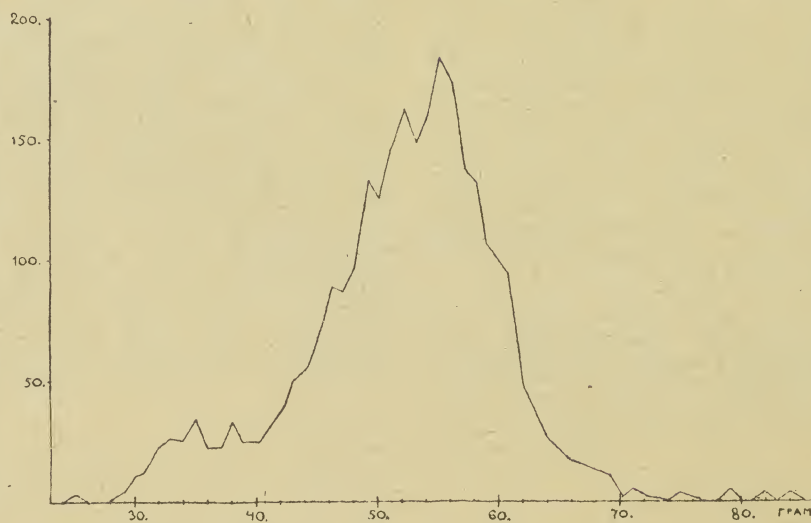


Рис. 1. Кривая распределения яиц, снесенных в 1922 г. по весу.

ния в весе последовательно снесенных яиц. Этот вопрос можно исследовать, прежде всего, таким образом. Если колебания веса яиц данной курицы подчинено только закону случайности, то веса ее двух яиц, снесенных непосредственно одно за другим, не должны быть ничем друг с другом связаны: за крупным яйцом может быть снесено мелкое или среднее, затем снова крупное и так далее, в случайном порядке. Если же, наоборот, вес яйца складывается под действием каких-либо причин, выходящих изредка «случайности», то должно быть вероятным, что та причина, которая действует на яйцо, снесенное сегодня, окажет какое-либо действие, хотя бы ослабленное, и на яйцо, снесенное непосредственно вслед за ним, еще более ослабленное, на третье яйцо и т. д.

Для ряда кур нами были произведены вычисления корреляции между весом яиц следующих друг за другом как непосредственно, так и через одно, через два яйца и т. д. Вычисления показали наличие несомненной корреляции, достигающей для соседних яиц величины $+0,50$ и даже $+0,60$ (в одном случае $+0,65 \pm 0,09$). Эта корреляция связывает яйца не только непосредственно следующие друг за другом (т.-е. p -ное и $p+1$ -е), но и разде-

ленные друг от друга одним, двумя и даже более яйцами. У одной из более исследованных кур слабая корреляция ($+0,38 \pm 0,13$) наблюдалась еще между n -ым и $n+6$ -м яйцом.

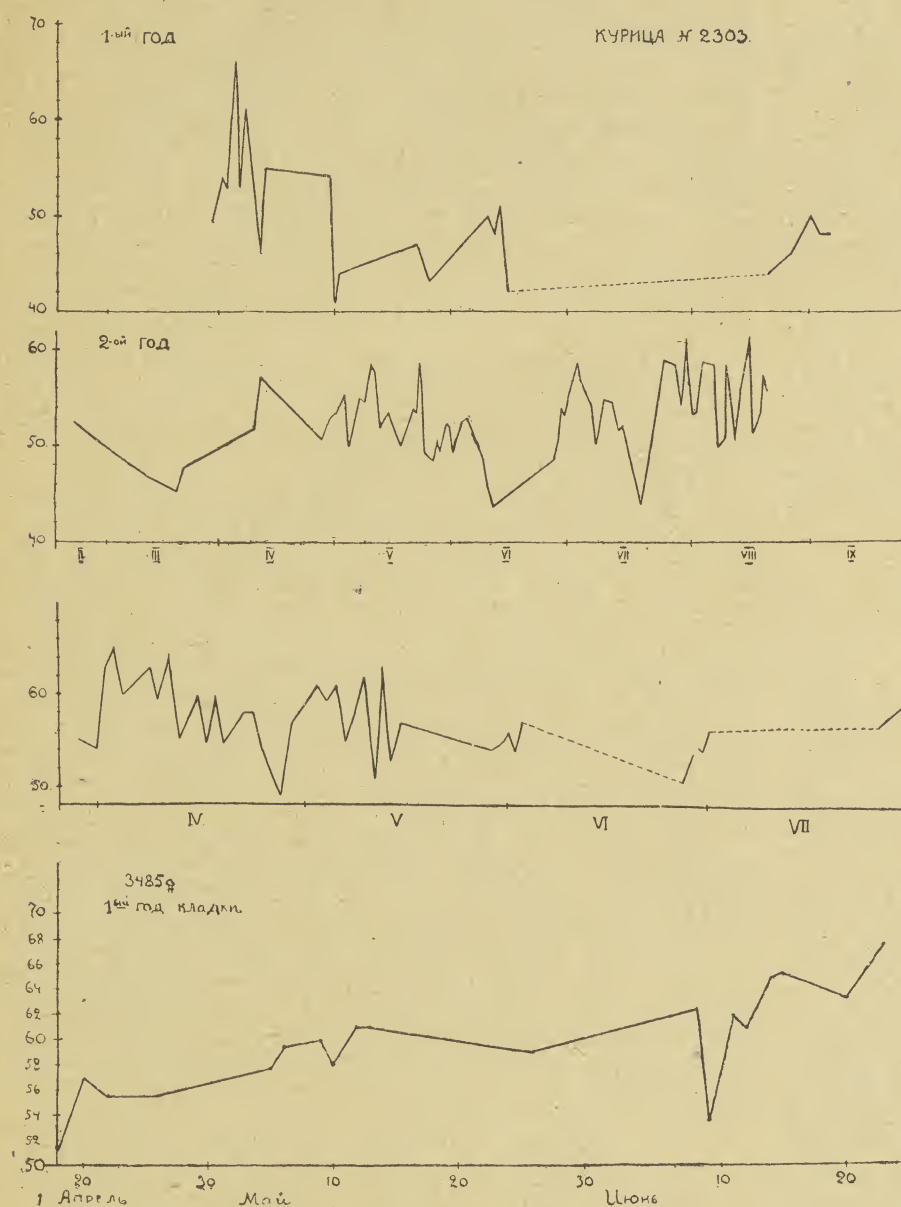


Рис. 2. Различные типы колебания веса последовательно - сносимых яиц. Вверху—резкое падение веса к лету. Внизу—постепенное повышение веса. В середине—периодические колебания.

Таким образом приходится прийти к заключению, что вес яиц, сносимых курами, временами меняется, так что курица несет то более крупные яйца, то более мелкие. Какой-либо правильной периодичности такие изменения не обнаруживают. При наличии правильной периодичности вес яиц, разделенных известным промежутком, должен был бы обнаруживать отрицательную корреляцию, но такой отрицательной корреляции ни разу не наблюдалось (впрочем, как сейчас увидим, если сравнивать вес яиц, разделенных целым годом, то такая отрицательная корреляция вероятно обнаружится).

Составить представление о характере колебания веса последовательных яиц лучше всего можно при рассмотрении графики данного явления. На рис. 2-м приведены примеры таких график. Графика курицы № 2046 может служить примером наиболее распространенным. Она характеризуется рядом неправильных волнообразных подъемов, обнаруживая в то же время ясное общее понижение в летние месяцы.

Перед нами, таким образом, прежде всего сезонное колебание веса яиц. Оно уже отмечалось прежними исследователями, напр., Бенджаменом, и на нашем материале выражено также с полной ясностью. Используя данные по 56 лучшим курам, мы получаем следующую картину помесичного колебания веса яиц:

Таблица 1.

Помесичные колебания веса яиц кур (56 кур, 1922 г.).

| Месяц. | Средний вес яиц. | Число несшихся кур. |
|--------------------|------------------|---------------------|
| Январь | 58,8 | 5 |
| Февраль | 55,1 | 13 |
| Март | 53,3 | 27 |
| Апрель | 53,0 | 52 |
| Май | 52,8 | 55 |
| Июнь | 52,1 | 53 |
| Июль | 50,8 | 45 |
| Август | 52,6 | 24 |
| Сентябрь | 50,7 | 3 |
| Октябрь | 53,5 | 1 |

Вначале куры, таким образом, несут самые крупные яйца. Затем вес яиц начинает убывать, достигая минимума в августе, после чего происходит повидимому вновь подъем веса яиц. Летнее падение веса достигает, как видно из таблицы, почти 20%, так что куры, несшие крупные яйца, начинают нести средние яйца, а куры со средними яйцами почти попадают в категорию кур с мелкими яйцами.

Для генетика, приступающего к выяснению наследственности веса яйца, это обстоятельство, конечно, представляет громадный интерес, так как ставит ребром вопрос о том, что же именно следует считать весом яиц данной курицы? Очевидно, что генетический анализ веса яйца только тогда и станет возможным, когда мы ответим на этот вопрос.

Необходимо прежде всего выяснить причины столь резкого изменения веса яиц по сезонам. Сравнение различных кур показывает, что падение веса яиц происходит во-первых не у всех кур, а во-вторых не одновременно. Повидимому, по времени падения веса яиц куры могут быть разбиты на две группы: у одних вес яиц падает один раз, у других два раза в году. Различие это вызывается прежде всего сроком начала кладки яиц. Выделяя группу кур, начинающих кладку ранее 1 апреля, мы видим, что вес их яиц в течение января — марта непрерывно падает, но с выходом кур на выгулы, что происходит около 1 апреля, кривая веса яиц не только прекращает падение, но даже начинает

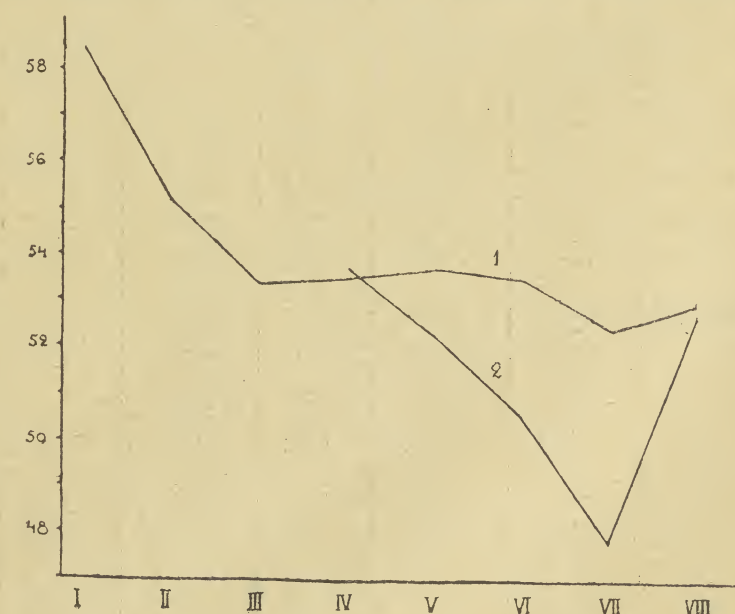


Рис. 3. Сезонные колебания среднего веса яиц: 1 — кур-двулеток, 2 — кур-молодок; ордината—граммы, абсцисса—месяцы года.

вновь подниматься, и только с конца мая вновь начинает падать, достигая в июле минимума. К августу обнаруживается новый, правда незначительный, подъем (рис. 3, кривая 1-я).

Куры-молодки, заносающиеся обычно лишь в апреле, обнаруживают гораздо более значительное падение веса яиц к июлю, к августу же дают снова подъем веса. Эти колебания иллюстрируются графиком № 2, на рис. 3.

Обстоятельства эти важны для нас тем, что указывают на сложность сезонных колебаний веса яиц, не дающих возможности введением каких-либо простых коэффициентов уравнивать вес яиц, сносимых в тот или иной месяц. Уже сам срок вылупления курицы из яйца, отражаясь на начале ее кладки, тем самым отражается и на весе яиц. Далее, несомненно имеют значение и внешние условия существования курицы. Так, описываемое летнее падение веса яиц выражено ясно, собственно говоря, лишь у кур, находящихся в выгулах. Гнездо кур, постоянно гуляющее по двору станции и судя по рекордной яйценоскости находящееся в наилучших условиях существования, почти не обнаруживает падения веса. Для четырех летних месяцев (май — август), когда неслись все 6 кур этого гнезда, средний вес яиц оказался таким:

56,5 56,2 57,9 56,4,

т.е. практически неизменным (вероятная ошибка здесь $\pm 1,4$ гр.).

Можно привести еще другие доказательства в пользу того, что падение веса яиц, обнаруживающееся у большинства кур, летом вызывается условиями существования, различающимися даже от выгула к выгулу. Была вычислена корреляция между весом яиц, сносимых в один день курами-сестрами, две из которых сидели в одном и том же выгуле, а третья в другом, хотя и близком, выгуле. В первом случае коэффициент корреляции оказался $+0,65 \pm 0,12$, а во втором случае только $+0,22 \pm 0,15$. Очевидно, что изменения условий, определяющих вес яиц в одном выгуле для обеих кур, происходили весьма синхронично, а в другом выгуле эти изменения шли самостоятельно.

Вес яиц и возраст курицы. Далее подлежит выяснению, изменяется ли вес яиц данной курицы с возрастом, т.е. из года в год. Выяснить этот вопрос логичнее всего было бы, сравнив средний вес яиц каждой курицы в первый год с весом для той же курицы во второй и так далее. Такое сравнение нами сделано в таблице 2, где сопоставлены веса 27 кур в первый и второй год кладки.

Таблица 2.

| №№ кур. | Средний вес яиц кур в первый и второй год кладки. | | №№ кур. | Средний вес яиц кур в первый и второй год кладки. | |
|---------|---|----------|---------|---|----------|
| | 1-й год. | 2-й год. | | 1-й год. | 2-й год. |
| 662 | 60,30 | 61,86 | 2310 | 57,40 | 62,38 |
| 664 | 50,09 | 53,95 | 2311 | 54,70 | 56,92 |
| 666 | 30,00 | 33,57 | 2313 | 54,79 | 56,38 |
| 1199 | 52,60 | 54,64 | 2314 | 43,50 | 48,19 |
| 1202 | 43,01 | 45,96 | 2323 | 45,55 | 45,34 |
| 1223 | 59,00 | 63,98 | 2326 | 48,76 | 47,80 |
| 1227 | 53,50 | 55,05 | 2337 | 48,50 | 50,45 |
| 1293 | 50,80 | 50,47 | 2340 | 54,80 | 51,92 |
| 1985 | 45,33 | 50,61 | 2353 | 58,80 | 58,99 |
| 2301 | 46,70 | 48,67 | 2375 | 54,16 | 55,89 |
| 2303 | 49,52 | 53,10 | 2388 | 52,58 | 53,75 |
| 2306 | 47,86 | 57,77 | 2437 | 54,00 | 56,81 |
| 2309 | 58,22 | 60,21 | 2449 | 55,15 | 59,75 |
| 668 | 58,47 | 57,60 | | | |

Общий средний вес для первого года 51,3 грамма, а для второго 55,7 грамм., так что ясно общее увеличение веса яиц на второй год жизни. Если просмотреть всю таблицу, то видно, что почти у всех кур вес яиц увеличился. Исключение составляют лишь №№ 668, 2323, 2326 и 2340. Две из них 2323 и 2326 на второй год жизни чувствовали себя значительно хуже. Однако, материал этой таблицы еще не позволяет судить о том почему произошло это увеличение. Играет ли здесь роль более пышное развитие курицы ко второму году жизни, или какое-либо благоприятное изменение внешних условий. Наши исследования веса яиц охватили лишь два года, 1921 и 1922, и могло случиться, что 1922 год оказался чем-либо благоприятнее. Относительно некоторых кур этой таблицы такое предположение особенно правдоподобно. Так, №№ 2301, 2303 и 2306, наиболее сильно изменившие вес яиц, в 1921 году сидели в загоне, а в 1922 гуляли по двору. Напротив, № 2326 со двора переведена в загон, чем может быть вызвано уменьшение веса яиц. Поэтому, доказательную силу таблицы, подобные предыдущей, получают только тогда, когда охватят еще несколько лет.

Для устранения влияния года можно произвести сравнение иным способом, разделив всех несушек на две категории, одно- и двухлеток, и вычислив средний вес тех и других. Здесь, конечно, возможна другая опасность. Благодаря различному составу обеих групп, может случиться, что в одну из них соберется, случайно, больше кур, напр., с мелкими яйцами и понизится средний уровень. Поэтому такого рода сравнения надо производить пользуясь по возможности гомогенным материалом. Исключая из рассмотрения бентамок, мы в 1921 году получили для молодок средний вес 53,3 гр., а для двухлеток 54,6, т.е. разницу почти не ощутимую.

Для сравнения мы можем использовать соответственные данные, полученные Бенджаменом на Итахской станции в штате Нью-Йорк (1920). Исследуя белых леггорнов, он установил, что они, заносаясь сравнительно рано, не достигнув очевидно окончательной зрелости в течение первого года, постепенно повышают вес сносимых яиц. Пользуясь его данными, мы можем сравнить средний вес яиц, сносимых курами в первый, второй и третий годы. По таблицам I и II мы вычисляем в двух сериях такие средние веса:

| | I-й год | II-й год | III-й год |
|--------|---------|----------|-----------|
| | 55,15 | 57,88 | 57,65 |
| | 54,12 | 58,00 | 57,90 |
| средн. | 54,63 | 57,94 | 57,77 |

Таким образом, средний вес от первого ко второму году увеличивается в 1,06 раз, тогда как в нашем случае увеличивался в 1,09 раз или в 1,02.

К сожалению этот материал Бенджамена несколько неудовлетворителен в том отношении, что из года в год число кур постепенно уменьшалось, благодаря браковке, смерти и пр. Можно допустить, что при этом отбрасывались все куры захудавшие, несущие менее крупные яйца, и поэтому получилось кажущееся увеличение веса. Но на стр. 258 мы находим данные, относящиеся к 5 его лучшим, нормальным экземплярам, исследование которых тянулось шесть лет под ряд. Выводы свои автор резюмирует такими словами: «после большого подема в весе яиц с первого на второй год наблюдается видимому постепенное падение веса в течение следующих лет».

В результате такого рода обследования вариации веса яиц одной и той же курицы мы должны прийти к заключению, что средний вес ее яиц не может служить величиной для нее характерной. Если в летние месяцы этот вес падает часто на величину значительную и если это падение оказывается зависящим от того, гуляет ли курица по двору или сидит в выгуле и в каком именно, то правильное яйца этих летних месяцев не принимать во внимание. Точно также, если курица ко второму году увеличивает вес яйца, то необходимо, следовательно, принимать во внимание и ее возраст. В виду этого мы пришли к заключению, что правильнее будет характеризовать

вес яиц курицы средним весом 10 первых ее яиц, сносимых на второй год кладки. В это время падающее на начало весны большинство кур птичника находится приблизительно в равных условиях и внешние влияния законнее всего могут быть оставлены без внимания.

Правильность такого заключения отчасти подтверждается вычислением родственной корреляции по весу яиц между родными сестрами. На основании нашего еще недостаточного, впрочем, материала оказывается, что средний вес первых 10 яиц 2-го года обнаруживает несколько более высокую родственную корреляцию, чем средний вес всех яиц. Если даже эта корреляция и не выше, то и тогда, по техническим условиям, выгоднее характеризовать вес яиц данной курицы средним весом только 10 яиц 2-го года, чем всей гетерогенной массой взвешиваний.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ ВЕСА ЯИЦ.

Распределение яиц по весу. На рис. 1 представлено распределение по весу в граммах всей массы яиц, снесенных на птичнике в 1922 году. Распределение обнаруживает явно несколько вершин, поэтому подыскание к ней какой-либо теоретической кривой в таком виде бесполезно. Главная вершина приходится на вес в 55 грамм. Это, таким образом, наиболее обыкновенные яйца нашего птичника, а вместе с тем повидимому наиболее обыкновенные и вообще. По крайней мере у белых леггорнов, исследованных Бенджаменом (1920), мода падает тоже на класс 54 — 56 грамм.

Ход кривой в плюс и в минус стороны от моды существенно различен. В плюс-сторону он быстро падает очень напоминающая ветвь биномиальной кривой, однако лишь до границы в 70 — 75 грамм. Далее в плюс-сторону тянется еще длинный ряд вариантов, хотя и в небольшом количестве, но тем не менее все же явно превышающем нормально ожидаемое. Здесь, таким образом, в районе 55 — 91 грамм. располагается добавочный материал, не относящийся к главной кривой.

В минус-сторону от моды падение кривой совершается значительно медленнее и на 33 — 35 граммах имеется явная добавочная вершина. Оставляя ее в стороне, рассматривая только главную среднюю вариационную группу, мы тоже как-будто чувствуем наличие добавочного материала где-то около 49 — 50 грамм.

Разбираясь в элементах слагающих общую кривую, мы видим, что первую от начала вершину образуют чистопородные бентамки, несмотря на разнообразие наших кур все же отделяющиеся от остальной массы. Среднюю главную группу составляют все остальные.

Наконец, крайний максимальный фланг составляют яйца почти исключительно принадлежащие юрловской курице № 686.

Обзор кривой распределения яиц дает указание на существование таким образом как бы некоторых излюбленных и некоторых наоборот редких весов яиц. Такими между прочим более редкими являются во-первых вес около 40 гр., отделяющий вершину «бентамок» от средней вершины, и вес около 70 — 75 гр., отделяющий среднюю группу от высшей.

Представляется крайне интересным выяснить реальность этого явления. С одной стороны, распределение некоторых величин, подвергнутых генетическим исследованиям, обнаруживает тоже несколько вершин, при чем каждая из них имеет важное генетическое значение. Так, например, распределение содержания в крови морских свинок каталазы обнаружило три вершины на 3,8 и 12 единицах, при чем насколько удалось выяснить в настоящее время каждой из них соответствует наследственный тип, определяемый сочетанием 2 — 3 генов. Показатели каталазы 5 или 9 редки, потому что 5 получается в результате крайнего минуса-уклонения средней группы, а 9 в виде плюса-уклонения средней группы или минуса-уклонения высшей группы. Вывести линию свинок с каталазой 5, как модальной, в настоящее время невозможно, пока не будут найдены соответствующие гены, которые передвинут сюда одну из соседних вершин.

Имеют ли такое же значение вершины кривой распределения веса яиц? Вопрос этот из нашего материала пока решен быть не может, хотя, конечно, он представляет большую важность. Решение его может быть проведено лишь тем, чтобы куры самых разнообразных величин были бы пущены в свободный панмиксис, в который бы человек не вносил своего корректива, не размножал преимущественно кур того или иного роста. Именно такой свободный панмиксис по отношению к каталазе представляют собой морские свинки, которых, конечно, до сих пор по каталазе не отбирали. И если тем не менее при свободном панмиксисе кривая распределения оказывается трехвершинной — это указывает на наличие действительных «нелюбимых» мест.

Некоторым подобием такого панмиксиса является наше скрещивание павловских кур с бентамками. История его такова: павловский петух был скрещен с бентамкой № 22 и дал четырех дочерей (№№ 2014, 2013, 2314 и 2326). Одна из них была скрещена обратно с павловским отцом и дала курочку № 2323; а их брат был скрещен с чистыми бентамками, хотя и из другого гнезда, чем № 22, но достаточно типичными. Кроме того были получены курочки второго поколения гибридов.

Аналогичным образом бентамка № 645 была скрещена с падуанским петухом и дала № 1202, аналогичную F_1 павловско-бентамским. От скрещивания с братом последних получена курочка 3259, соответствующая F_2 павловско-бентамок.

Рассмотрение веса их яиц дает следующее. При скрещивании бентамок с павловцем, вес яиц которого хотя и не был определен, но, вероятно, около 50 грамм., получается промежуточная наследственность. Такая же промежуточная наследственность получается и при скрещивании падуанского петуха с бентамкой. Падуанцы достаточно близки по размерам к павловцам, так что результаты скрещиваний мы можем рассматривать вместе.

Промежуточная наследственность может быть толкуема различно. Или так, что у скрещиваемых пород имеется несколько генов управляющих ростом, частью доминантного, частью рецессивного свойства, и скрещивание, уничтожая действие всех рецессивов, изменяет рост в одну сторону, а собирая воедино доминанты обеих пород — в другую, в результате чего возникает нечто среднее. Если, например, у бентамок имеется ген, тормозящий рост (Т), а у павловца имеется усилитель (У), то в потомстве произойдет сочетание (Тт Уу), которое не даст вполне проявиться ни усилителю, ни тормозу.

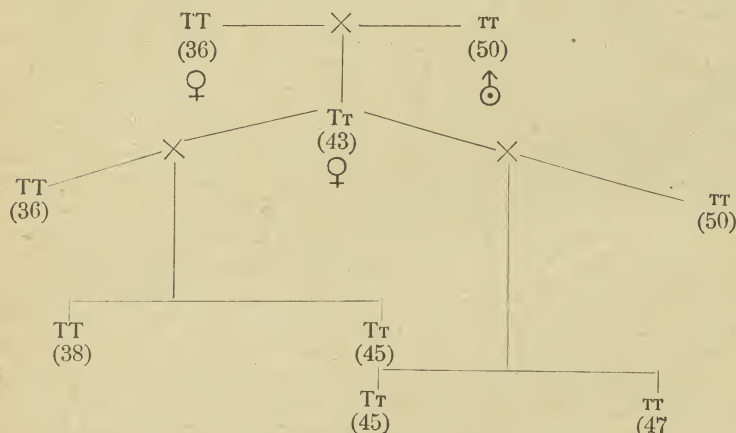
Возможно, однако, другое толкование, по схеме голубой окраски андалузских кур, где промежуточная наследственность обусловлена тем, что ген ослабляющий черный пигмент в гетерозиготном состоянии действует слабее, чем в гомозиготном. При чем здесь возможно сделать две равнозначных гипотезы — первая гипотеза т о р м о з а, по которой ген, тормозящий рост, будет у бентамок, а его нормальный аллеломорф — у павловца, или гипотезу у с и л и т е л я, по которой усилитель будет у павловца, а его отсутствие у бентамок. Гипотетические формулы будут такие: для бентамок ТТ или уу, для павловца тт или УУ. Эта разница имеет значение только тогда, когда доминирование не строго промежуточное. Моногибридное толкование, конечно, проще и мы должны начать с него, отвергнув лишь в том случае, если оно нас не удовлетворит.

Примем за средний вес яиц бентамок 36 гр., а за средний вес павловца 50 гр., тогда промежуточный вес будет 43 гр., что действительно соответствует весу яиц F_1 поколения. Скрестим теперь это поколение с родителями. С точки зрения гипотезы тормоза обратное скрещивание с бентамками даст потомство 50% Тт и 50% ТТ: одни из них будут такими же, как родители, другие, как бентамки. Однако, точного повторения мы не должны ожидать. Если при последнем скрещивании матерью был гибрид, то ее дочери (ТТ) вылупятся из яиц не в 36 грамм., как у истинных бентамок, а из яиц в 43 грамма. Так как из более крупного яйца вылупится и более крупный цыпленок, то надо ожидать, что и его яйца будут несколько крупнее, чем у истинных бентамок — скажем не 36,

а 38 — 39 грамм. Точно также, Тт-формы от такого скрещивания будут несколько крупнее своей матери, будучи подобными ей по Тт-формуле.

Обратное скрещивание с павловцем даст тоже две категории, Тт и тт. Первая из них будет несколько подобна только-что упомянутым Тт-формам от другого «обратного» скрещивания, а тт-формы, будучи по формуле подобны отцу, не дадут, однако, величины яйца, свойственного обычным тт-формам, так как они вылупятся из яиц не в 50 гр., а только в 43 грамма. Поэтому от них придется ожидать веса яиц, напр., в 47 — 48 грамм.

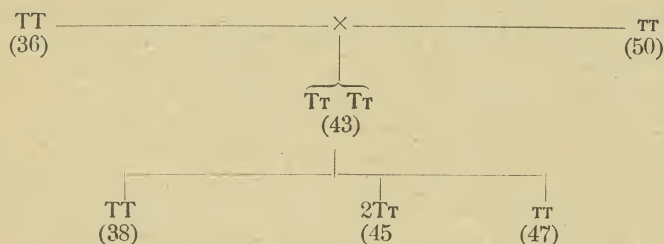
Итак, схема наследования величины яиц при этих обратных скрещиваниях будет, примерно, такова:



В этой картине самое существенное то, что, будучи в действительности моногибридной, она будет производить, в значительной степени, полигибридный характер, так как обратные скрещивания дадут снова промежуточных гибридов. Только при дальнейшем скрещивании ТТ (36) с ТТ (38) мы получим полный возврат к бентамкам и только при дальнейшем скрещивании тт (50) с тт (47) мы получим возврат к величине яиц павловца.

Перед нами, таким образом, крайне любопытный пример «длительных модификаций», возникших, однако, не под влиянием внешних условий, а под влиянием гибридизации. Случай этот заслуживает дальнейшего изучения, так как он несомненно будет нам встречаться в разнообразных отделах генетики сельско-хозяйственных животных.

Второе поколение гибридов будет носить такой же промежуточный характер, как видно из следующей схемы:



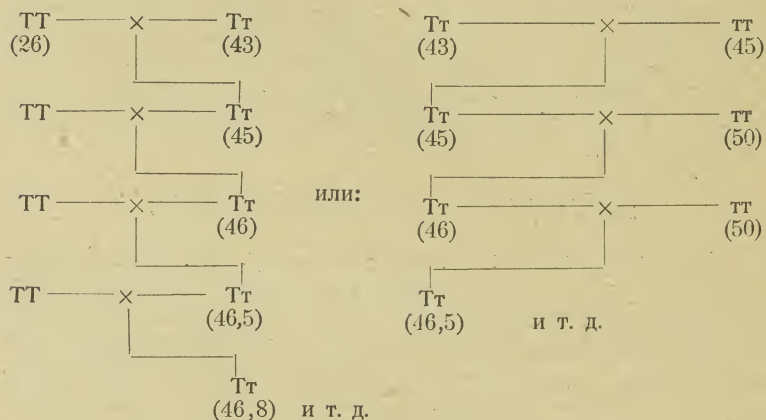
Тт-формы второго поколения вылупятся из яиц в 43 гр., тогда как Тт-формы первого поколения вылупятся из яиц в 36 гр. Это должно будет, вероятно, отозваться на величине полученных курочек, а вместе с тем и на величине их яиц.

Интересным и здесь является, кроме того, то, что средний вес яиц F_2 будет несколько выше среднего веса яиц F_1 -поколения.

Для того, чтобы не запутаться в подобных картинах, необходимо выяснить предварительно, как влияет вес яйца на вес выходящей из него курочки и, определив соответствующие коэффициенты, вводить поправки в вес яиц, определяемых эмпирически.

Наконец, в рассматриваемых схемах интересен вопрос о силе промежуточного доминирования. По тому, что гибрид между «36» и «50» дал «43», т.е. ровно середину, мы расцениваем как точно промежуточную наследствен-

ность; между тем, это очевидно неверно. Гибриды «43» вылупляются из яиц, им не свойственных — из яиц «36», тогда как им свойственны яйца более 40 гр. Следовательно и сами гибриды не достигают своего полного генотипического веса, а, следовательно, и вес яиц «43» не является еще для них нормальным, а ниже нормального. Нормальный вес для них будет получен только через несколько поколений таким, например, путем, как представлено на следующей схеме:



В результате такого более или менее длительного разведения Тт-гибридов, мы получим, наконец, соответствие между их величиной и величиной их яйца и генотипно. Пусть мы тогда получим, что вес яиц таких гибридов будет 46,5. Тогда окажется, что перед нами вовсе не типичная промежуточная наследственность, а на самом деле почти полное доминирование «50» над «36-ю».

Насколько, однако, правильно такое теоретическое исследование вопроса? Оно несомненно всецело зиждется на вопросе о влиянии веса яйца, из которого вылупляется курица, на средний вес ее яиц. Каковы факты, подтверждающие это? Проблема эта несомненно достаточно трудна, хотя в такой же степени и интересна. Интересна она и в теоретическом отношении, так как изучение длительных модификаций еще очень слабо продвинулось вперед, несмотря на важное значение для эволюционного учения.

Для интересующего нас решения можно прежде всего выяснить, насколько вес яйца, из которого вылупляются цыплята, влияет на их рост во взрослом состоянии. Обширные исследования по этому поводу проделаны Бенджаменом (1920) над более или менее чистым гомогенным материалом в лице белых леггорнов. Использование смешанного материала здесь, конечно, не пригодно, так как оно всегда даст положительную корреляцию — из маленького яйца бентамки всегда выведется маленькая курочка, а из крупного яйца бойцовой курицы — всегда крупная, бойцовая.

Результаты полученные Бенджаменом в общих чертах таковы: вес яйца оказывает ясное влияние на величину цыпленка. Вначале эта связь оценивается коэффициентом корреляции в $0,73 \pm 1,3$. К годовалому возрасту он однако падает до $0,25 \pm 0,30$, а затем вновь медленно начинает расти и к четвертому - пятому году снова достигает солидной величины $+0,60$ или около того. Во всяком случае на протяжении всей жизни корреляция имеет положительный знак, только изредка величина коэффициента в 4 раза превышает свою ошибку, большей же частью гораздо больше.

Конечно, можно думать, что и данный материал не достаточно чист, но среди кур мы еще долго не будем иметь материала более чистого, чем линия породы разводимая в одном учреждении, и потому вынуждены удовольствоваться этим материалом.

Вторым источником для решения вопроса может служить сравнение F_1 - и F_2 -скрещиваний, вроде разобранных. Мы видели, что здесь второе поколение в общем среднем должно иметь несколько более высокий вес яиц, чем первое поколение. Наш материал по этому поводу недостаточен. Однако, в нескольких скрещиваниях гибриды 2-го поколения действительно дали ряд кур с очень высоким весом яиц.

ОКРАСКА ЯИЦ.

Окраске яиц нами вообще не было посвящено пока специальных исследований. Однако, некоторые интересные результаты намечены и на имеющемся у нас материале.

Несмотря на то, что окраска яиц представляет собой почти непрерывный ряд от чисто-белых яиц до яиц лилово-коричневых, можно для первоначальных целей разбить яйца по окраске на три главнейших категории: белых, бледно-окрашенных и сильно-окрашенных. Переход между чисто-белыми и окрашенными бледно—уловим при рассмотрении отдельных яиц с трудом. Куры, несущие вообще бледно-окрашенные яйца, довольно часто дают яйца почти чисто-белые и только при внимательном рассмотрении можно видеть несколько «теплый» тон скорлупы, отличающий их от чисто-белых, «холодных» яиц. Обратно, куры, несущие чисто-белые яйца иногда, особенно вначале кладки, могут повидимому давать и слегка окрашенные яйца.

Однако, если рассматривать много яиц данной курицы, то различие между курами с белыми яйцами и курами с бледными яйцами устанавливается легко. В нашем материале это отличие невольно бросилось в глаза, благодаря тому, что белые яйца, повидимому доминирующего характера оказались свойственными всему первому поколению гибридов с павловским петухом. Единственный использованный станцией павловский петух был скрещен с целым рядом кур: индобоюцовой, орловской, английской бентамкой, фаверолью и миноркой—и все довольно многочисленные куры как первого так и второго поколения оказались с чисто-белыми яйцами. Особенно эффектно эта белизна бросается в глаза благодаря тому, что по некоторым техническим причинам яйца павловских гибридов пришлось закладывать в инкубаторы отдельно от других. Тогда вся закладка инкубатора поражает своей белизной.

Из числа перечисленных кур, скрещенных с павловским петухом, индобоюцовой курица, орловская и фавероли имеют яйца несомненно бледно-окрашенные. Все эти же куры были скрещены и с орловским петухом и разница от обеих серий скрещиваний совершенно ясна: все потомство от этих кур и от павловского петуха имеет белые яйца, а от этих же кур и орловского петуха — бледно-окрашенные.

Одного этого факта впрочем недостаточно для решения вопроса о том, какая окраска доминирует. Белые яйца в потомстве от павловца и «бледно»-яичных кур может возникнуть и при том случае, если «бледная» окраска будет доминировать, но ген ее будет локализован в половой хромозоме. Тогда все куры-дочери, по обычной схеме, будут нести белые яйца, а петухи, если бы могли, несли бы «бледные яйца», но так как они яиц не несут, то белый цвет кажется доминирующим.

Решение вопроса о доминировании белого цвета яиц могло бы дать встречное скрещивание павловских кур с орловским петухом. Такого скрещивания поставлено не было. Однако, второе поколение говорит довольно убедительно в пользу доминирования белой окраски. Если белая окраска доминирует, то как петухи так и куры первого поколения гетерозиготны по белой окраске яиц, и во втором поколении 25% кур должны обнаружить «бледные яйца», а 75% кур — белые яйца. Если же бледные яйца доминируют, будучи сцепленными с полом, то куры первого поколения рецессивны, а петухи первого поколения гетерозиготны по «бледной» окраске. Во втором поколении при этом «бледные» яйца должны быть уже у 50% кур.

Между тем до сего времени из числа 12 кур второго поколения павловско-индусов, павловско-орловцев и павловско-фаверольей ни одной курочки с «бледными» яйцами не появилось. С точки зрения гипотезы доминирования белой окраски над бледной, это легко понятно, так как бледных кур здесь ожидалось всего около 3-х. С точкой зрения доминирования бледной окраски это согласуется заметно хуже.

Пеннетт в своих исследованиях окраски яиц приходит тоже к выводу о доминировании белой окраски. При этом

он намечает интересное и важное явление корреляции этой белой окраски с черной окраской оперения, хотя и неполной, но заметной. Наш материал по этому вопросу еще скуден, но не противоречит такому взгляду. О чем подробнее см. в статье о топографии, стр. 62.

Наряду с этой доминантной белой окраской Пеннетт устанавливает также существование и рецессивной белой окраски. В нашем птичнике таких рецессивных белых яиц мы еще не могли установить, но если это подтвердится, то генетику окраски яиц в грубых чертах можно будет представить в таком виде:

1) Основной ген цветности яиц—*truklade*-ген. В его отсутствии — яйца рецессивно-белые. Наличие его вызывает развитие бледной окраски. Эта окраска впрочем довольно сильно варьирует и иногда куры *truklade* несут отдельные яйца, окраска которых почти незаметна и может быть определена лишь по несколько тепловатому тону. Пеннетт предполагает, что эта бледная окраска помимо флуктуационной изменчивости варьирует и под влиянием каких-то «малых генов», действующих очень слабо. В существовании таких слабо действующих усилителей можно не сомневаться. Помимо того сам тон яиц подвержен значительным колебаниям у разных кур и мы имеем оттенки зеленоватые, розоватые, желтоватые и пр. О природе розоватого тона скажем ниже, зеленоватый тон столь ясно свойственен нашим англобойцовым курам, что в его генотипической природе сомневаться нельзя.

2) Усилитель окраски *truklage*-ген. В его присутствии бледная окраска, вызываемая предыдущим геном, резко усиливается, переходя в бурую. Доминирование этой бурой окраски над бледной мы имели случай наблюдать в ряде скрещиваний.

Курица плимутрок с бурыми яйцами (№ 650) была скрещена с петухом орловцем, от которого ожидать бурых яиц не было оснований. Полученная курица № 1199 имеет яйца едва ли не самые темные во всем птичнике. Ее дочь от такого же петуха (№ 2344, табл. 8, фиг. 1), № 3731, имеет яйца столь же темные.

Петух брама, сестры которого имели бурые яйца, дал с курицей виандотт № 663 с бледными яйцами дочь № 1223 с бурыми яйцами и сына № 1210. Этот последний с другой курицей-виандотт № 664 с бледными яйцами дал дочь 3875, яйца которой почти не отличимы от яиц упомянутой курицы № 3731.

Петух орпингтон-буфф, сестра и чистопородные дочери которого имели бурые яйца, дал с курицей фавероль с бледными яйцами дочь № 1032 с такими же приблизительно бурыми яйцами.

Петух кохинхин, вылупившийся из бурого яйца с беспородной курицей № 1985 с бледными яйцами дал дочь № 3264, яйца которой хотя и окрашены светлее, чем у кохинхин, но заметно темнее материнских. Эта дочка (№ 3264) в свою очередь скрещенная с петухом метисом с англобойцовыми дала дочь № 4218 с яйцами несколько даже более темными, чем у матери.

Наконец, значительное потемнение окраски яиц произошло при скрещивании бентам-павловской курицы с плимутроком-петухом.

3) Белый налет на яйцах. *Truklama*-ген. Яйца некоторых кур оказываются покрытыми своеобразным густым белым налетом, который особенно эффектно выделяется на темно-окрашенных яйцах. В этих случаях белый налет, прикрывая бурую окраску, придает яйцу фиолетовый цвет. Сочетаясь с бледной окраской (*atrucklage-truklade*) налет сообщает ей розоватый оттенок. Такие розоватые яйца наблюдались нами у виандоттов. Налет легко смывается, а при простом смачивании поверхности яйца делается невидимым, открывая истинную окраску яйца. У розовых она оказывается «бледной» у лиловых — «бурой».

Генетическая природа налета еще не выяснена детально, но доминирующий характер ее уже намечен. Так, в упомянутой линии кур № 650 — № 1199 — № 3731 налет непрерывно наследуется на протяжении 3-х поколений. Почему мы намечаем для него провизорно символ *truklama*.

4) Тормоз окраски, *truklake*-ген, тормозит совершенно развитие бледной окраски, но бурую окраску, судя по наблюдениям Пеннетта, лишь значительно ослабляет.

В таком случае бледная окраска должна быть двоякой генетической природы: или *truklade-truklage-truklake*, или *truklade-atruklage-atruklake*. О белой окраске говорилось выше.

ИНКУБАЦИОННЫЕ СВОЙСТВА ЯИЦ.

В настоящей главе мы не думаем давать полный отчет о наших наблюдениях над инкубационными свойствами различных яиц и имеем в виду затронуть лишь весьма важный вопрос о существовании у кур летального гена. Как было уже упомянуто в списке генов, гибриды павловского петуха № 57 с целым рядом пород обратили на себя внимание поразительной нежностью цыплят, совершенно почти не поддававшихся воспитанию. В некоторых случаях эффект столь заметен, что можно положительно говорить о наличии в генотипе павловской породы какого-то доминантного летального гена, что мы и делаем, признавая, конечно, что более точное установление наличия летального гена потребует еще длительных экспериментов.

История скрещиваний павловского петуха с курами других пород такова:

1. Павловско-индобоюцовое скрещивание. Петух-павловец № 57 скрещен с индобоюцовой курицей № 15. Перед этим, годом ранее, та же курица была скрещена с султанским петухом и дала выводок из нескольких отличных цыплят. Скрещивание с павловским петухом оказалось тоже очень удачным, вылупилось около десятка цыплят и почти все они дожили до взрослого состояния. Цыплята, а затем молодняк оказались вполне здоровым, куры в дальнейшем оказались рекордистами станции по яйценоскости.

На следующий год та же курица № 15 скрещена с орловским петухом и дала снова отличный выводок молодняк. На основании этого можно заключить о том, что и инкубационные свойства ее яиц вполне нормальны и яйца могут давать вполне здоровых цыплят в большом %.

Как упомянуто, павловско-индобоюцвые куры первого гибридного поколения обнаружили яйценоскость среди кур станции выдающуюся (около 60 яиц). Тем не менее в течение трех последовательных лет от них удалось отвести ничтожное количество очень слабого потомства, взрослого состояния достигли не более десятка цыплят. Выдающаяся смертность обнаружилась уже громадным % цыплят погибавших в яйце, прежде вылупления. Все принятые меры не повели ни к какому результату. Вылуплявшиеся цыплята обнаруживали столь же слабую конституцию, многие вылуплялись с невтянутыми желтками или колченогими, многие опаздывали, а вылупившиеся во-время оказывались наислабейшими цыплятами. В результате из числа 220 цыплят (включая сюда и погибших в скорлупе) до взрослого состояния дожило около 10, т.е. около 5%.

В 1922 г. в то же самое гнездо была посажена беспородная курица № 1985. Несмотря на то, что петух был общий, условия тождественны, инкубация тоже совместная, разница в жизнеспособности цыплят получилась поразительная. Яйца инкубировались почти не давая задохликов и из 21 цыпленка (в том числе 2 — 3 задохлика) до взрослого состояния сохранилось 8, т.е. 40%. При этом цыплята отличались отличным здоровьем.

Это скрещивание показывает, что летальный зачаток находится не в самих цыплятах, так как доминантный вредоносный ген должен был бы сказаться на обоих поколениях. Повидимому, губительное влияние на развивающийся эмбрион оказывают яйцевые оболочки или скорлупы и т. п., иными словами неблагоприятные свойства яйцевой оболочки. Поэтому же в F_2 и не получилось расщепления по жизнеспособности среди цыплят, а все они оказывались одинаково слабыми, кроме обычной вариации. В чем состоят эти вредные влияния мы пока совершенно не знаем, хотя предварительные опыты показали, что эти «плохие» яйца теряют воду при лежании гораздо быстрее большинства других яиц.

Среди второго поколения курочки должны обнаружить расщепление — около 25% из них должны дать снова

«хорошие» яйца. К сожалению, пока нами получено лишь менее десятка кур и среди них следовательно только штуки 3 должны дать такие яйца. Исследование продолжается.

II. Павловско-фавероловое скрещивание. Это скрещивание повторяет предыдущее с еще большей силой. Родоначальница этих гибридов курица фавероль, повидимому, имела яйца менее удачные, чем индобоюцвая курица, и вывод ее был хуже, хотя все же она одна дала 2 петухов и 3 кур прекрасного развития, поставивших такой же рекорд яйценоскости, как и индо-павловские гибриды. Однако здесь вывод цыплят оказался еще убийственнее. За три года, несмотря на отличную яйценоскость (в масштабе станции) удалось довести до взрослого состояния лишь 3 цыплят (одна молодка погибла случайно). Всего было зарегистрировано 113 цыплят, так что выжило лишь 3%.

Примерно такая же картина получена и в других скрещиваниях с минорками, орловцами и бентамками и мы на них подробно не будем останавливаться. Отметим лишь следующее. Во втором поколении павловско-орловского скрещивания были получены 3 молодки. Две из них №№ 2309 и 2310 обнаружили столь же плохие инкубационные свойства, как и их родители. Но молодка № 3141, наоборот, оказалась вполне нормальной курицей и дала ряд здоровых цыплят и вполне удовлетворительный вывод (2 задохлика на 14 здоровых цыплят). Повидимому здесь произошло как раз искомое расщепление. Большинство цыплят дожило до взрослого состояния.

Совокупность этих фактов приводит нас к заключению, что в составе наследственной формулы павловского петуха № 57 имелся повидимому гомозиготный ген, который быть-может в сочетании с другими генами, привнесенными другими породами, обнаружил если не вполне летальное, то во всяком случае очень вредное влияние на характер яиц, продуцируемых гибридами. Среди немногочисленных сохранившихся все-таки потомков второго поколения намечаются повидимому признаки расщепления. К сожалению, исследование этого гена, благодаря его губительному действию на цыплят, встречается с большими трудностями и установить окончательно его физиономию, вероятно, удастся еще не так скоро.

ФОРМА ЯЙЦА.

Разнообразие яиц по их форме не меньшее, чем по весу. Мы имеем яйца короткие, длинные, яйцевидные, эллипсоидальные в различных степенях развития этих элементов формы и в различных их сочетаниях. Разнообразие это двойной природы. Прежде всего яйца, сносимые отдельной курицей, обнаруживают обычно значительную изменчивость, подчиненную с одной стороны случайностям, с другой и закономерностям. Так, можно думать, что форма яиц изменяется в зависимости от той интенсивности, с которой курица несетя, и пр.

Однако, наряду с изменчивостью яйца каждой курицы обнаруживают и элементы устойчивости в форме, в результате которой сплошь и рядом по форме яйца можно установить, какой курице оно принадлежит. Мы имеем, например, курицу, несущую уже два года почти шарообразные яйца, у которых часто трудно определить оси. Имеем наоборот кур, несущих яйца необыкновенно длинные, и т. д. Поэтому, очевидно, «экземплярная» изменчивость яиц не покрывает «индивидуальной» изменчивости кур по форме яиц и генетик получает возможность ставить вопрос о генетическом значении этих различий.

Однако, как показывает нижеследующее изложение, форма яиц оказывается в высшей степени сложным признаком, зависящим, например, от энергии и развития яйцевода, от абсолютной величины яйца, а следовательно и от величины курицы, времени года и пр. Поэтому непосредственное изучение наследования формы яйца представляет собой крайне трудную задачу, граничащую с неразрешимостью, так как всякие скрещивания, поставленные для изучения менделирования формы яйца, будут носить полигибридный характер. Для решения задачи придется очевидно проделать предварительную работу по отысканию таких коэффициентов, которые были бы

корреляция, достигающая 0,9, связывает оба промера между собою. Однако, как бывает почти всегда в случаях сильной корреляции, вызывается она прежде всего сильной гетерогенностью материала. Куры разных пород несли яйца очень различной величины и промеры, относящиеся к крупным яйцам, т.-е. яйцам крупных пород, естественно окажутся друг к другу ближе, чем с промерами яиц мелких пород, что и даст высокую корреляцию. Наличие двухвершинного распределения еще более подчеркивает гетерогенность материала как по X-у, так и по Y-у.

Для того, чтобы исключить роль породы и вообще средней величины яиц, сносимых каждой курицей, мы в следующей таблице (табл. 4) расположили тот же материал таким образом: для каждой курицы среднее значение промера В и промера С принято за исходную точку. Если для данной курицы средняя величина В равнялась 38, а средняя величина С равнялась 35, то, напр., яйцо ее с промерами 37 — 36 принималось за —1 отклонение по признаку В и за +1 отклонения по признаку С; такое же яйцо (В = 37, С = 36), принадлежащее курице, у которой средняя величина В = 34, а С = 33, принималось уже за вариацию +3 по промеру В и +3 по промеру С.

Таблица 4.

(То же поле корреляции, что на табл. 8, после исключения разницы средних весов, см. текст).

| | +5 | +4 | +3 | +2 | +1 | 0 | -1 | -2 | -3 | -4 | -5 | |
|----|----|----|-----|------|------|------|-------|-----|------|-----|----|------|
| +5 | | | | | | | | | | | | |
| +4 | | | | | | | | | | | | |
| +3 | | | | | 1 | | | | | | | 1 |
| +2 | | | 1 | 1 | 2 | 2 | | | | | | 6 |
| +1 | | | 2,5 | 12 | 27 | 11,5 | 1,5 | | | | | 54,5 |
| 0 | | | 3,5 | 15,5 | 53 | 58,5 | 8 | 3,5 | | 1 | | 143 |
| -1 | | | 2 | 6,5 | 37,5 | 49 | 15 | 2,5 | ,5 | | | 113 |
| -2 | | | | 2 | 6,5 | 11 | 12,5 | 3,5 | 1 | | | 36,5 |
| -3 | | | | | | | 9,5 | ,5 | 1 | 1 | | 12 |
| -4 | | | | | | | ,5 | ,5 | | | | 1 |
| -5 | | | | | | | | | | | | |
| | | | 1 | 9 | 39 | 126 | 130,5 | 47 | 10,5 | 2,5 | 2 | 367 |

Как видно из таблицы, корреляция здесь уменьшилась по сравнению с предыдущей таблицей, но все же выражается цифрой достаточно высокой (около 0,5). Это показывает, что хотя величина промеров В и С и определяется величиной курицы и средней величиной яиц, которые она кладет, но тем не менее и по исключении этих факторов остаются еще сильные факторы, вызывающие положительную связь промеров В и С.

Таким фактором, конечно, должен быть вес яйца. Каждая курица кладет яйца сильно различающиеся по весу, а следовательно, и по величине. Поперечные промеры, очевидно, должны следовать за общей величиной яйца, чем и должна вызываться положительная между ними корреляция: большой промер В будет принадлежать большому яйцу, у которого в общем будет и большой промер С, и наоборот.

Для того, чтобы уяснить себе истинное взаимоотношение промеров В и С, надо, очевидно, исключить влияние веса. Для этого из массы яиц 1921 года были выбраны яйца весом в 54 грамма, всего в количестве 99 штук. Корреляция В и С для этих 99 яиц представлена на таблице 5. Корреляция, как видно, значительная.

Это означает следующее. При равном весе яиц оба поперечные промера колеблются в положительной корреляции друг с другом, следовательно, оба отражают влияние каких-то общих причин. Колебания формы яиц при одинаковом весе могут происходить или таким образом, что

Таблица 5.

(Поле корреляции поперечных промеров В и С при равном весе яйца в 54 гр. Все куры птичника 1921 г.)

| Промер С. | | 38 | 37 | 36 | 35 | 34 | 33 | 32 | 31 | 30 | 29 | |
|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Промер В. | 39 | | | | | | | | | | | 0 |
| | 38 | | 1 | 5 | 5 | 2 | 1 | | | | | 14 |
| | 37 | | | 2 | 13 | 13 | 8 | 4 | | | | 40 |
| | 36 | | | | 4 | 10 | 6 | 4 | 2 | | | 26 |
| | 35 | | | | | 3 | 2 | 2 | 1 | | | 8 |
| | 34 | | | | | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 10 |
| | 33 | | | | | | | | 1 | | | 1 |
| | | | | | | | | | | | | |
| | | | 1 | 7 | 22 | 30 | 19 | 12 | 6 | 1 | 1 | 99 |

яйцо будет удлиняться или укорачиваться, или таким образом, что у яйца будет вздвигаться или передний или задний конец. В последнем случае промеры В и С находились бы между собою в отрицательной корреляции. А так как в действительности получается сильная положительная корреляция, то, следовательно, главнейшим способом вариации формы яйца является вариация по длине. В свою очередь это, вероятно, означает, что всякое усиление или ослабление давления стенок яйцевода на проходящее по нему яйцо вызывает или общее удлинение или укорочение яйца.

Мы можем пойти, очевидно, далее и исключить влияние колебания длины. Для этого надо выбрать группу яиц одинаковой длины. В таблице 6 представлено поле корреляции промеров В и С при равной длине яйца в 57 мм.; корреляция снова высокая, положительная, указывая очевидно на то, что при равной длине яйца решающее значение в определении формы яйца принадлежит весу.

Таблица 6.

(Поле корреляции промеров В и С при равной длине яиц в 57 мм. Все куры 1921 г.)

| Промер С. | | 38 | 37 | 36 | 35 | 34 | 33 | 32 | 31 | 30 | 29 | |
|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| Промер В. | 41 | | 1 | | | | | | | | | 1 |
| | 40 | | 1 | 1 | 1 | | | | | | | 3 |
| | 39 | | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | | | | | 8 |
| | 38 | | 2 | 2 | 9 | 13 | 11 | 2 | | | | 39 |
| | 37 | | | 9 | 19 | 21 | 14 | 1 | 3 | | | 67 |
| | 36 | | | | 1 | 12 | 16 | 21 | 9 | 1 | 2 | 62 |
| | 35 | | | | | 1 | 2 | 18 | 9 | 5 | 2 | 32 |
| | 34 | | | | | 2 | 3 | 2 | 3 | 1 | | 11 |
| | 33 | | | | | | | 1 | | 1 | | 2 |
| | 32 | | | | | | | | 1 | | | 1 |
| | | | 2 | 6 | 23 | 47 | 53 | 54 | 22 | 13 | 6 | 226 |

Мы можем наконец исключить сразу влияние и веса и длины. Если действительно сжатие одного конца яйца вызывает вздутие другого, то в группе яиц равного веса и равной длины промеры В и С должны находиться в отрицательной корреляции. К сожалению,

в нашем распоряжении нет таких хороших несушек, как упомянутые американские рекордисты. Но в то же время несомненно и общеизвестно, что те же самые американские рекордисты-несушки, попадая в условия русского климата и русского ухода, совершенно изменяют свою яйценоскость.

Перль и Сюрфас, как известно, установили два наследственных усилителя яйценоскости кур плимутроков, каждый из которых усиливает «зимнюю» яйценоскость до 30 яиц, а оба вместе до 30 — 120. Ни одна из исследованных нами кур не снесла до первого марта более 10 яиц. Из числа представленных на Харьковский конкурс яйценоскости кур только немногие слегка перевалили за 30 яиц до первого марта. Но было бы, конечно, ошибочно заключить из этого, что наши куры совершенно лишены перлевских усилителей, а харьковские куры имеют не более одного.

Яйценоскость курицы зависит от такого большого числа факторов, что говорить о яйценоскости в совокупности совершенно невозможно. Прежде всего выдающееся значение имеют условия воспитания цыпленка, и Гудал в последнее время на этом основании построил свою критику перлевских опытов. Он показал, что зимняя яйценоскость в сильной степени определяется временем вывода цыпленка, что средняя зимняя яйценоскость молодок, вылупившихся в марте (140 штук), составляет 39,8 яйца. Апрельские молодки (172 штуки) имеют среднюю зимнюю яйценоскость в 29,8 яйца, а майские (158 штук) — только 18,1 яйца. Если группировать этих курочек так, как делает Перль, на несесших за зиму ни одного яйца (0), на снесших 1 — 30 яиц и на снесших более 30 яиц, то окажется, что среди мартовских молодок 0-несушек было 6,4%, апрельских 11,6%, а майских 19,9%; яйценоскость в 1 — 30 яйцо обнаруживают из мартовских молодок 30%, апрельских — 37,3 и майских — 58,8, а высокую яйценоскость — из числа мартовских 63,6%, апрельских 51,1% и майских только 21%. Несомненно, что для средне-русских условий эти цифры должны быть еще более изменены в худшую сторону, и тогда мы вообще будем видеть, что ожидать яйценоскости свыше 30 яиц за зиму нам почти не придется.

Для того, чтобы составить себе представление о яйценоскости средне-русской курицы, мы должны рассмотреть по отдельности элементы, слагающие эту яйценоскость, начав с общего хода кривой годовой яйценоскости.

За четыре года наблюдений ни одного яйца за ноябрь и декабрь на станции получено не было. В текущем ноябре одна курица несется. В январе яйца в количестве нескольких штук были лишь в 1922 г., отличавшемся январем исключительно теплым. В течение февраля яйца несутся тоже только отдельными курами, и лишь с 1 марта начинается непрерывный все возрастающий подъем яйценоскости, непрерывно продолжающийся в течение всего марта и апреля. По общей для всех годов кривой максимум яйценоскости приходится на 10 — 15 мая, после чего начинается постепенное падение вплоть до окончания периода яйценоскости в сентябре.

На основании ежедневных записей о числе снесенных яиц нами составились данные о числе яиц снесенных в пятидневье. Первое пятидневье считалось от 1 до 5 марта включительно. Последнее пятидневье было с 24 по 28 февраля включительно, а в високосный год в этом «пятидневье» находилось шесть дней (24, 25, 26, 27, 28 и 29 февраля). Общая кривая числа яиц, снесенных в пятидневья, представлена на графике. Она составлена по суммарным данным четырех лет 1919 — 1922 г.г. (рис. 4).

Следя за ходом этой кривой мы видим, что в середине февраля она образует ясный максимум, после которого в конце февраля виден столь же ясный минимум. Здесь мы имеем дело повидимому именно с той «зимней яйценоскостью», которая отличается и другими исследователями этого вопроса (Перль, Гудал) в качестве «цикла яйцекладки, заканчивающейся к первому марта». Правда, по отношению ко всей массе годичной яйценоскости этот февральский цикл представляет ничтожную величину, но все же ясное его обозначение заслуживает внимания. Начиная с первого марта, кривая круто идет вверх и

около середины мая дает годовой максимум. За ним идет некоторое падение, а затем на границе мая и июня обозначается третий максимум. После третьего максимума начинается правильное падение до середины июля, а затем



Рис. 4. Годовой ход яйцекладки по пятидневьям.

на границе июля и августа отчетливо вырисовывается четвертый максимум, после которого кривая волнообразно падает к абсциссе.

Существование всех четырех перечисленных максимумов представляет повидимому вполне реальную вещь, так как просматривая кривые отдельных годов, мы видим их всюду с большей или меньшей ясностью и при этом всегда почти именно с большей ясностью. Разница между кривыми разных годов заключается главным образом в том, что вершины несколько меняют свое положение, то сдвигаясь к началу года, то к концу, повидимому в зависимости от метеорологических условий.

1919 год мы оставим без детального рассмотрения, так как в этом году состав птичника был довольно изменчив и сам материал не достаточен в количественном отношении. 1920 год представлен двумя кривыми, так как в этом году Московское и Тульское отделение были еще не объединены. В Аникове первый февральский подъем слаб, но отделен от мартовского подъема полным антрактом яйцекладки в десять дней. Затем развивается сильный максимум, вершина которого падает на 20 — 30 апреля. На 5 — 10 мая приходится глубокое падение, а затем второй максимум на 15 — 20 мая. К 1 июня развивается снова глубокий минимум, затем на июнь — июль приходится четвертый и последний максимум, правда довольно расплывчатого контура.

В том же 1920 году на Тульском отделении, находившемся в 25 верстах к северу от г. Тулы, февральский максимум выражен еще слабее, чем в Москве, но от марта отделен тоже десятидневным антрактом. Второй крупный максимум развивается 25 — 30 апреля, т.е. одновременно с Москвой. Еще более сильный третий максимум падает на 20 — 30 мая, несколько отставая от Москвы, но зато развиваясь значительно сильнее. Такого глубокого падения в начале июня, как в Москве, нет, и в связи, вероятно, с этим четвертый максимум отодвигается к концу июля.

Яйценоскость 1921 года следует тоже рассмотреть отдельно для Москвы и Тулы. В конце марта этого года Тульское отделение переехало в Аниково, поэтому кривая яйценоскости тульских кур приобрела в марте — апреле ненормальный характер, а кроме того начавшись в Туле окончилась в Москве (Аникове).

Замечательным образом февральский максимум этого года в Туле и в Аникове выражен совершенно одинаково и отчетливо, совпадая в точности и во времени. Московские куры после этого дали максимум в самом начале апреля и затем более ясно в конце апреля. Таким образом второй и третий максимум оказались недели на $2\frac{1}{2}$ сдвинутыми к началу года. После третьего максимума кривая волнообразно падает до середины июля, когда

яйцекладка почти совсем замирает, а зато в конце июля и начале августа развивается четвертый и вполне ясный максимум, после которого впрочем видны небольшие подьемы в середине августа и в начале сентября.

«Тульские» куры, совершив в конце марта недельный железнодорожный переезд, в начале апреля, когда московские куры развивали первый максимум, не неслись вовсе, но затем дали сильный максимум одновременно с третьим московским. В середине мая тульские куры наметили малоясный свой «третий» максимум, к середине июля спустили яйценоскость почти до нуля, а затем с конца июля и до начала сентября дали последний максимум.

В 1922 году яйценоскость началась раньше почти на месяц, и февральский подьем оказался растянутым и плохо заметным. Зато прекрасно выраженным оказались второй, третий и четвертый максимум. При этом первые два года оказались сильно сдвинутыми назад. Второй максимум пришелся лишь на начало мая, а третий на начало июня. Четвертый максимум на границе июля и августа.

Толкование такой многовершинности годичной кривой должно, конечно, покоиться на существовании малой цикличности кладки яиц. Как известно большинство кур кладет яйца не непрерывно, а небольшими периодами, прерываемыми периодами отдыха. Наиболее склонные к носкости куры, разбуженные февральскими оттепелями, наблюдающимися ясно почти каждый год (в 1923 году, впрочем их как раз не было), проделывают свой первый цикл, и вместе с возвратом морозов отдыхают. Затем начиная с марта начинают кладку все вообще куры и в апреле наступает массовая кладка. В это время каждая курица успевает проделать второй цикл кладки и так как метеорологические условия определяют более или менее точно главный подьем кладки, то естественно, что и отдых большинства кур после первого подьема тоже более или менее совпадает, почему за общим подьемом наступает отдых многих кур и возникает первый минимум. После отдыха куры снова принимаются нестись, но так как период кладки и период отдыха у разных кур различны, то наметившаяся было в апреле синхрония постепенно начинает пропадать и кривая приобретает устойчивый характер, постепенно понижаясь.

Труднее установить природу и смысл четвертого максимума, падающего на начало августа. В образовании его принимают участие далеко не все куры, а сравнительно немногие. Повидимому значительная часть их оказывается уже перелинявшими к этому времени и начинает цикл яйцекладки уже в новом пере. Так ли это или нет покажут еще дальнейшие наблюдения, но остается ясным, что к августу некоторая группа кур довольно синхронно начинает нестись с новой энергией, и кривая в это время принимает довольно ясный волнообразный характер.

Мы подробно остановились на ходе годовой яйцекладки, чтобы наметить в нем наиболее интересные пункты. Такими пунктами мы считаем существование двух циклов, свойственных далеко не всем курам, именно цикла февральского и августовского.

Процент кур, несущихся в эти месяцы, виден из следующей таблицы (1922 год):

| Месяцы. | Число несущихся кур. | Процент несущихся кур. |
|-------------------|----------------------|------------------------|
| Январь. | 4 | 3,1 |
| Февраль. | 14 | 10,9 |
| Март. | 33 | 25,7 |
| Апрель. | 79 | 61,5 |
| Май. | 109 | 85,0 |
| Июнь. | 106 | 83,0 |
| Июль. | 68 | 53,0 |
| Август. | 43 | 33,5 |
| Сентябрь. | 9 | 7,0 |
| Октябрь. | 1 | 0,8 |
| Ноябрь. | 0 | 0 |
| Декабрь. | 0 | 0 |

В апреле, мае, июне, июле, несмотря на сильные различия в количестве сносимых в это время яиц, число несущихся кур остается более или менее неизменным, но

в августе продолжают нестись только 33% кур. А в январе-феврале, и в сентябре-октябре несутся совсем немногие куры (февральское количество в этом году чрезвычайно велико).

Яйценоскость и погода. Для того, однако, чтобы понять ход годовой яйценоскости, мы должны рассмотреть зависимость ее от внешних, и прежде всего от метеорологических условий. Последнему вопросу отчасти посвящена статья М. И. Дьякова («Влияние температуры на носкость кур», в журн. «Животноводство» за 1911 год). В этом году им наблюдались куры на Харьковском конкурсе яйценоскости, при чем отмечена была разница между носкостью кур в теплом и холодном птичнике. Наблюдения велись с ноября до половины апреля стар. ст. и привели автора к таким выводам:

1) Содержание птицы в холодном помещении значительно понижает продуктивность ее (в $1\frac{3}{4}$ раза).

2) Холод задерживает начало яйцекладки, вследствие чего количество «зимних яиц» весьма значительно уменьшается (в опыте данного конкурса вдвое).

Наши собственные наблюдения над влиянием погоды на ход яйценоскости относятся только к сезону 1922 года (метеорологические наблюдения вел А. Н. Промптов). На графике представлены годовой ход яйценоскости, колебания барометрического давления (без поправок на температуру и пр.) и колебания температуры: максимальной на солнце, максимальной и минимальной в тени.

Прежде всего, следует отметить, что хотя январь в 1922 году был очень теплый и вызвал усиленную яйцекладку кур не только на станции, но и у московских птицеводов (по сообщению О. И. Усковой), но затем установилась низкая температура и настоящая весна оказалась поздней. Сравнение фенологических записей о зацветании различных деревьев и трав показало отставание хода весны недели на 2 в начале апреля и поэтому первый максимум яйцекладки развился лишь к 4—9 мая.

Сравним теперь ход дальнейшей яйцекладки с различными метеорологическими кривыми, нанесенными на той же графике.

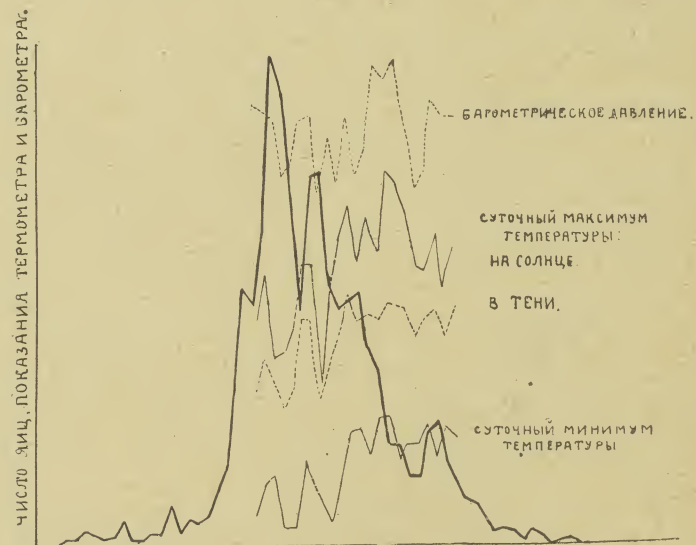


Рис. 5. Ход годовой кладки яиц и метеорологических записей 1922 г.

Все кривые эти впрочем очень сходны. После хорошей погоды около 1 мая дни затуманились (падение максимальной температуры на солнце), затем остыл воздух и в тени и, наконец, с 9—14 мая установилась плохая погода с заморозками. Яйценоскость в это время быстро падает, заметно, однако, отставая от падения температуры, опаздывая, примерно, на неделю. В конце мая устанавливается снова прекрасная погода и яйценоскость идет вверх, к третьему максимуму, опять опаздывая приблизительно на неделю по сравнению с ходом температур. В результате такого опаздывания третий максимум яйценоскости развивается только на границе мая и июня, когда погода снова успевает испортиться, идут ливни и ночью температура падает до 1 градуса выше нуля. Впрочем, это падение происходит 31 мая. Накануне яйцекладка достигает

как раз своего третьего максимума и с 31 мая начинает уже быстро падать.

В течение июня и июля погода стоит в общем хорошая, кривые температуры идут на повышение, но яйценоскость продолжает быстро падать и когда в конце июля наступает снова плохая погода, с ливнями и падением максимальных температур, яйценоскость дает ясно выраженный минимум.

После этого минимума яйценоскость дает свой четвертый максимум, который стоит в своеобразной связи с погодой. Подъем яйценоскости начинается, когда только прекращаются дожди и холода, хотя погода остается еще пасмурной, и хотя сам четвертый максимум развивается уже при хорошей погоде, но она не предшествует ему, наоборот запаздывает, в противоположность майским максимумам.

Ход кривой барометра не представляет чего-либо нового, идя в общем параллельно кривым температур. Отметим в общем, что наибольший параллелизм кривая яйцекладки обнаруживает с кривой максимальной температуры на солнце и с кривой барометрического давления (без поправки).

Если, таким образом, связь яйцекладки с погодой несомненна, то далеко не так ясно, устанавливаются ли подъемы и падения температур яйцекладки только метеорологическими условиями. Казалось бы думать так есть много оснований. Мы знаем, что в условиях нашего климата настоящая весна устанавливается как раз к маю нового стиля (второй максимум). Знаем, что затем почти ежегодно происходит, так называемый, «майский возврат холодов» с плохой погодой, чем обрывается яйцекладка, поднимающаяся затем только после установления снова хорошей погоды (третий максимум). Таким образом, ход апрельско-майской кладки в условиях нашего климата априори должен иметь приблизительно такой вид, как он устанавливается и эмпирически. Такие же перерывы в кладке отмечены в связи с весенними холодами и в Америке, на Мэнской станции. Однако, дальнейший ход кривой говорит в пользу того, что она складывается под влиянием не только внешних, но и внутренних факторов. После третьего максимума, в конце мая погода непрерывно улучшается во всех элементах, а яйценоскость стремительно падает, несмотря на то, что в июне и июле продолжает нести очень высокий % кур. Энергия яйцекладки на протяжении этих месяцев у массы быстро падает под влиянием причин внутренних и плохая погода окончательно ее убивает в конце июля. Но августовский подъем одними температурными и погодными условиями не объясняется. На кривой, например, видно, что в первую неделю июля погода явно лучше, чем в последние дни июля: ясно, тепло, а сравнительно частые и короткие дожди не позволяют погоде становиться излишне жаркой и томительной. А между тем в начале июля яйценоскость быстро падает, а в конце июля и в первых днях августа идет ясно вверх.

На основании этих сопоставлений мы приходим к такому выводу. Существование февральского максимума, двух весенних (майских) и августовского имеет под собой физиологическую основу. Но моменты подъема в деталях определяются в значительной мере состоянием погоды около времени этих физиологических подъемов, почему из года в год максимумы могут сильно передвигаться во времени. Высота максимумов тоже вероятно в значительной степени зависит от условий погоды. Так, сильный в 1922 году февральский максимум достиг необычного развития несомненно в связи с температурой, тогда как в 1923 году суровый февраль совершенно подавил его. Возможно, также, что дурная погода в середине июля 1922 года подчеркнула развившийся после нее четвертый максимум, сдвинув к одному сроку яйцекладку ряда кур, которые при других условиях могли бы занестись не так синхронно.

Годовая яйцекладка кур разного возраста. Возможно предположение, что разные вершины кривой годовой кладки могут принадлежать

разным возрастным группам кур. Наш материал в этом отношении достаточно гетерогенен для того, чтобы подобное подозрение было вполне законным. Для выяснения этого вопроса (рис. 6) из общего числа кур 1922 года

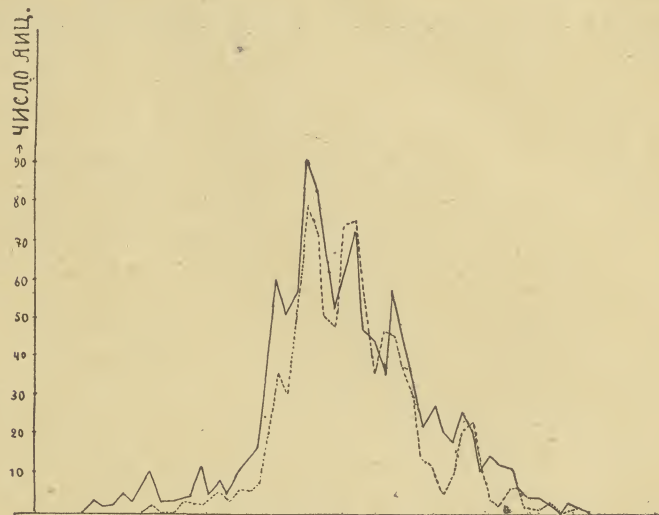


Рис. 6. Годовой ход кладки кур-двухлеток (сплошная линия) и молодок (пунктир).

были выделены две возрастные группы: молодки, в числе 48, и двухлетки, в числе 34. В совокупности эти две группы снесли около $\frac{2}{3}$ всего количества яиц 1922 года. Средняя яйценоскость молодок с одной стороны и двухлеток с другой очень различна. 48 молодок снесли в среднем по 19 яиц в год, тогда как двухлетки в среднем по 36 яиц в год, т.-е. вдвое более. Можно было думать, что именно эти две группы дадут наиболее различные годовые кривые.

Однако, это ожидание совершенно не оправдывается. Как показывают прилагаемые графики, общая годовая кривая яйценоскости молодок поразительно повторяет кривую двухлеток. Существенная разница касается лишь февральского и августовского максимума. У молодок первый практически отсутствует вовсе и принадлежит почти исключительно двухлеткам (более старые группы в образовании февральского максимума тоже не принимают участия).

Начиная с марта зубцы обеих кривых совпадают замечательно точно, при чем таких совпадающих зубцов можно насчитать не менее пяти. Нас сейчас должно интересовать здесь то, что в смысле своего развития молодки и двухлетки очень сильно различаются, и если тем не менее ход яйцекладки обеих групп обнаруживает столь замечательный параллелизм, то это очевидно указывает на первостепенную роль внешних условий в определении хода яйценоскости даже в деталях.

Эти данные позволяют оценить и августовский максимум. В августовском максимуме меньше всего сходства между молодками и двухлетками. У молодок он выражен очень ясно, у двухлеток почти не выражен. Тем не менее вопрос о природе этого максимума очевидно требует дальнейшего выяснения.

Интенсивность яйцекладки. Наконец последний вопрос можно формулировать так: отчего зависят колебания кривой яйценоскости, оттого, что временами падает энергия кладки и куры в единицу времени кладут меньшее количество яиц, т.-е. несутся менее интенсивно, или же эти колебания определяются колебанием числа кур, несущихся в данное время.

Графика рис. 7 должна ответить на этот вопрос. Построение ее таково: за единицу времени, как и раньше, приняты пятидневья. Для каждого пятидневья в году подсчитано количество несшихся, хотя бы в один из его пяти дней, кур. Интенсивность яйценоскости может быть определена числом яиц, снесенных курицей в данное пятидневье, и очевидно может колебаться от 1 до 5, т.-е. достаточно широко. Но на предлагаемой графике изображены колебания не интенсивности, а числа кур, несшихся в пятидневье. Если бы зубцы кривой яйценоскости зави-

если бы от колебания интенсивности, то между зубцами яйценоскости и числа кур могло бы не оказаться никакого соответствия. Наоборот, если колебание яйценоскости птичника зависит от колебания числа несущихся кур, а интенсивность остается неизменной, то ход кривой яйцекладки и колебания числа кур должны идти параллельно.

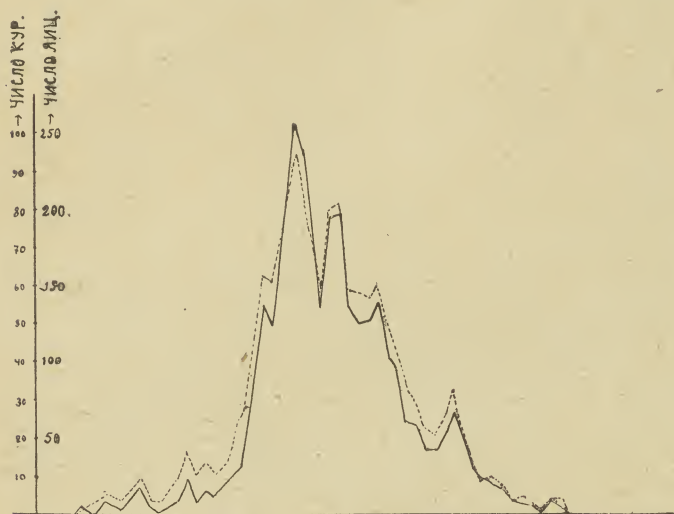


Рис. 7. Годовой ход яйцекладки (сплошная линия) и число несущихся кур (пунктир).

Одного взгляда на графику достаточно для того, чтобы видеть, что обе кривые совпадают почти идеально. Малейшие зубцы графики яйцекладки находят свое объяснение в соответственных колебаниях числа несущихся кур. Интенсивность же яйцекладки практически остается почти неизменной на протяжении большей части года. Только во время майских максимумов яйцекладки интенсивность несколько повышается, так что отношение числа снесенных в пятидневье яиц к числу несшихся кур несколько, но очень незначительно, увеличивается, что видно по тому, как обе кривые в это время пересекаются и кривая числа яиц возвышается над числом несшихся кур, тогда как, в соответствии с принятым масштабом, в остальное время графика числа яиц расположена ниже.

Вывод из рассмотрения этих график таков: неблагоприятные внешние условия влияют на яйценоскость тем, что прерывают ее антрактами более чем в пять дней, не понижая, однако, заметным образом интенсивности яйцекладки в те периоды, в которые яйцекладка происходит. Обратно, улучшенные внешние условия заставляют курицу нестись снова, не оказывая заметного влияния на тех кур, которые уже несутся. Здесь таким образом перед нами проявление физиологического закона «все или ничего», закона раздражения, вызывающего реакцию со стороны организма, не определяя, однако, силы и величины реакции.

Этот вывод конечно достаточно интересен для того, чтобы на нем остановиться несколько подробнее. На прилагаемой графике (рис. 8) непосредственно сравнены ход годовой яйценоскости на Тульской станции в 1920 году и ход интенсивности, получаемой делением числа яиц, снесенных в пятидневье, на число снесших эти яйца кур.

Графика показывает, что интенсивность действительно очень слабо отражает колебания числа снесенных яиц. Правда, большинству падений кривой числа яиц соответствуют маленькие зубцы кривой интенсивности, но небольшие колебания интенсивности могут быть легко объяснены следующим образом. Если курица под влиянием неблагоприятных условий оборвет кладку, то это может произойти и в первый день пятидневья, или во второй, и таким образом в это последнее пятидневье интенсивность имеет много шансов оказаться несколько пониженной, а для многих кур даже упавшей до единицы. Во всяком

случае резкие колебания числа яиц, как например в мае, почти не затрагивают интенсивность.

Влияние внешних условий в качестве раздражителя очень ясно сказывается на кривой яйцекладки 1922 г. (рис 5) в мае. Здесь хорошая погода в начале мая вызывает кладку у множества кур. Но хорошая погода очень быстро сменяется плохой с падением температуры и заморозками, а между тем максимум яйцекладки развивается как раз в эти дни. Затем, когда к концу мая погода вновь становится ясной, она сопровождается сильным падением яйцекладки и только затем снова большое число кур реагирует на хорошую погоду началом новой серии. Но погода быстро снова успевает испортиться, вплоть до заморозков, и в то же время как раз в эти дни яйцекладка достигает нового расцвета.

Элементы яйценоскости, подлежащие генетическому анализу.

Рассмотрение годового хода яйцекладки позволяет нам перейти к обсуждению главного вопроса, интересующего нас, как генетиков, — какие же именно элементы яйценоскости подлежат генетическому анализу?

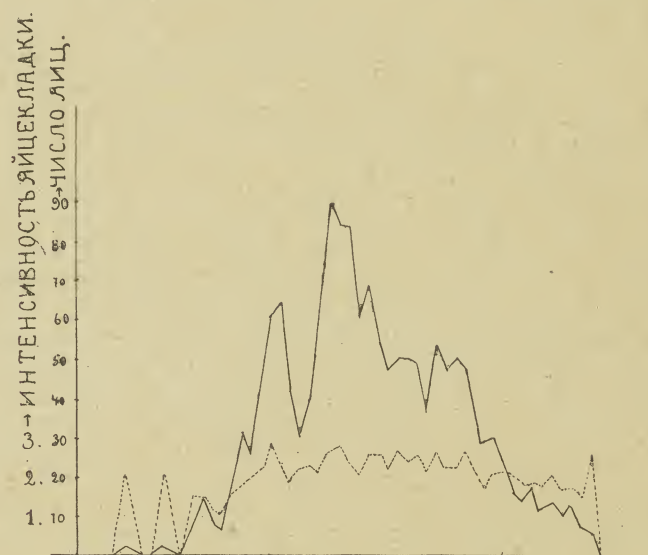


Рис. 8. Годовой ход яйцекладки и интенсивности ее (пунктир).

Вообще говоря, таких элементов можно насчитывать длинный ряд, при чем каждый из них будет отражать ту или иную сторону физиологии курицы. Перль и Сюрфас посвятили свои исследования наследственности «зимней яйценоскости», т.-е. числа яиц, снесенных в течение первой по вылуплении зимы до 1 марта. Гудал показал, однако, что это число зависит в высокой степени от времени вылупления из яйца, от скороспелости и от величины курицы, следовательно «зимняя яйценоскость» является понятием сложным. Столь же сложным окажутся, конечно, и всякие другие составные элементы яйценоскости, как бы мы их ни выделяли. Однако, все же необходимо остановиться лишь на некоторых элементах, выбирая из них такие, которые в меньшей степени зависели от внешних условий.

Наиболее интересным с хозяйственной точки зрения является, конечно, годовое число яиц, сносимых курицей, и можно было бы, приняв в качестве «признака» курицы это число, изучать его наследование. Однако, годовое число является функцией столь большого числа переменных, что изучение наследования голого годового числа яиц было бы сопряжено со слишком большими трудностями. Поэтому надо постараться, прежде всего, введением некоторых поправок к годовому числу исключить возможно большее число внешних и иных влияний.

Здесь, прежде всего, нужно принять во внимание время вылупления курицы. Как видно из приводимой таблички, время вылупления оказывает довольно сильное влияние на яйценоскость не только первого, но и следующих годов. Эти данные вполне отвечают данным, полученным и Гудалом для кур род-айленд.

Таблица 11.

Влияние времени вылупления курицы на число яиц, сносимых ею в первый и второй год кладки.

| Время вылупления | Ч и с л о я и ц . | | | |
|-------------------|---------------------|-----------|-----------|------------|
| | I-ый год. | II-й год. | Оба года. | Отношение. |
| 15 апр. — 15 мая. | 32 | 40,2 | 72,2 | 1,00 |
| 15 мая — 15 июня | 25,2 | 39,2 | 64,4 | 0,89 |
| 15 июня — 15 июля | 25,7 | 29,9 | 55,6 | 0,77 |

Из последнего столбца видно, что яйценоскость линейно убывает для поздних цыплят и эту убыль можно удовлетворительно передать линейной формулой:

$$N' = N(1 + 0,005 \cdot d)$$

в которой N' представляет собой годовое число яиц в том случае, если бы курица вылупилась первого мая, N представляет собой реальное годовое число, а d представляет собой число дней, отделяющее вылупление курицы от первого мая.

Труднее или вернее почти невозможно ввести точную поправку на влияние материнских инстинктов курицы, заставляющих ее «рассиживаться», прерывая более или менее надолго кладку. Влияние это, вообще говоря, пропорционально силе развития инстинкта, но в условиях нашей станции, где насиживание большинству кур «запрещается», но пресечь развитие «рассиживания» не всегда удается своевременно, влияние материнских инстинктов на годовую яйценоскость крайне трудно учитывать.

Для устранения этого влияния хотя бы в некоторой степени, мы заменили годовое число яиц некоторым «индексом годовой яйценоскости», получаемым следующим способом. Материнские инстинкты у большинства кур начинают действовать в мае, июне, июле и именно в эти месяцы наибольшей яйцекладки могут сильнее всего изменить годовое число яиц. Поэтому числу яиц этих трех месяцев мы придаем меньше всего значения, оценивая каждое яйцо единицей. Наоборот, каждому яйцу, снесенному до 1 мая или после 1 августа, мы придаем большее значение, оценивая весеннее и зимнее яйцо в 3 единицы, а осеннее в 2 единицы. Годовое число яиц разбивается согласно этой схеме на три части: первая часть с ноября до 1 мая умножается на 3, вторая май-июнь-июльская часть не умножается, а осенняя часть умножается на 2, после чего все три числа складываются и образуют индекс.

Годовой индекс яйценоскости исследован нами у большинства кур птичника. Он колеблется в широких пределах от 0 до 111 для молодок и до 136 для кур двухлеток. В противоположность числу яиц, годовой индекс не обнаруживает такой заметной зависимости от срока вылупления курицы. По крайней мере, среди 40 молодок 1922 года молодки, вылупившиеся с 15 апреля по 15 мая, дали средний индекс в 21,7, молодки, вылупившиеся с 15 мая по 15 июня, дали индекс в 31,4 (или, если исключить курицу № 3259, давшую исключительно высокий индекс в 104, то 25,01), и, наконец, молодки, вылупившиеся в течение следующего месяца, дали индекс в 28,4.

Распределение кур по величине годового индекса представлено на таблице 12-й. Здесь, прежде всего, бросается в глаза большая разница между I и II годами кладки. В первый год кладки большинство, более 60%, дают индекс менее 40, во второй год наоборот более 60% кур дают индекс более 40.

Средняя величина индекса первого года равна 38, а второго 57, так что на второй год индекс возрастает, примерно, в 1,5 раза.

Рассматривая распределение кур по величине индекса, мы замечаем далее наличие, вообще говоря, лишь одной вершины, в первый год около 20, во второй год около 45 — 50. Наличие небольшой добавочной вершины в классе 100 — 119

во второй год кладки объясняется преимущественно тем, что в эту группу вошло гнездо кур, находившихся в исключительно благоприятных для яйценоскости условиях — в противоположность остальным курам эти гуляли на свободе, на дворе станции. При распределении кур на большее число классов для второго года намечается как бы еще одна вершина с самым малым индексом, но за недостатком материала мы не будем на этом задерживаться.

Таблица 12.

Распределение кур по величине годового яичного индекса.

| Величина индекса | Число кур | | % кур | |
|------------------|-----------|--------|-------|--------|
| | I год | II год | I год | II год |
| 0 — 19 | 30 | 7 | 31 0 | 12 3 |
| 20 — 39 | 31 | 11 | 32 0 | 19 3 |
| 40 — 59 | 14 | 17 | 14 4 | 29 8 |
| 60 — 79 | 12 | 9 | 12 4 | 15 8 |
| 80 — 99 | 7 | 3 | 7 2 | 5 3 |
| 100 — 119 | 3 | 7 | 3 1 | 12 3 |
| 120 — 139 | 0 | 5 | 0 0 | 5 3 |
| | 97 | 57 | 100 1 | 100 1 |

Предельная интенсивность. Вторым элементом яйценоскости, который мы предполагаем исследовать генетически, будет предельное число яиц, которое курица может снести в течение 20 дней. Это число нам представляется довольно устойчивым против мешающих исследованиям посторонних влияний. Так, например, суровая зима, пресекающая февральско-мартовскую яйценоскость, как в 1923 г., или, наоборот, мягкая зима, способствующая этой ранней кладке (1922 г.), не должна отразиться на предельной яйценоскости. 20 дней хороших для курицы в течение апреля и мая найдутся почти в каждом году. Насиживательные инстинкты пробуждаются в курице тоже периодически, и 20 дней в период наивысшей кладки почти у всех кур тоже оказываются свободными от вмешательства этих инстинктов. Конечно, условия общего здоровья и питания курицы могут отразиться и на предельной интенсивности: курица полная сил легче выдержит усиленную яйцекладку, чем слабая здоровьем, но влияние этого фактора не устранимо, даже при самой тщательной постановке экспериментов с курами, как с животными требующими для выявления своей продуктивности достаточного-длительного периода времени. Относительная устойчивость интенсивности яйцекладки выяснилась нами выше при разборе влияния погоды на кладку. Мы видели, что колебание погоды и пр. внешних условий не отражается заметным образом на интенсивности (пятидневной), остающейся приблизительно постоянной в течение всего года. Можно думать поэтому, что интенсивность, отражающая силу реакции курицы на внешние и внутренние факторы, стимулирующие кладку яиц, является некоторой определенной величиной, характерной для курицы воспитанной и находящейся в данных условиях жизни.

Предельная интенсивность, понимаемая нами здесь, как максимальное число яиц, сносимых курицей в течение 20 каких-либо дней подряд, колеблется для наших кур-двухлеток от 3 (большая курица) или 5 (вполне здоровые) до 18. Этот верхний предел, 18 яиц в 20 дней, близок уже к вообще предельному (20 яиц в 20 дней), так что курица показавшая такую интенсивность может в этом отношении считаться хорошей. Впрочем, такую интенсивность показала курица гулявшая на свободе, по двору. Повидимому условия свободного выгула на интенсивности отражаются заметно, так как все гнездо кур, гулявшее на свободе, показало очень высокую интенсивность 15, 15, 18, 15, 15, 15, 16 и 11. Одна из бентамок, ходившая по двору, дала тоже 18. Куры, похотившие в выгулах, распреде-

ляются по величине предельной интенсивности следующим образом:

Таблица 13.

Распределение 54 двухлеток по величине предельной интенсивности кладки (куры в выгулах, 2-й год кладки).

| Предельная интенсивность. | Число кур-двухлеток. |
|---------------------------|----------------------|
| 16 | 2 |
| 15 | 0 |
| 14 | 3 |
| 13 | 3 |
| 12 | 7 |
| 11 | 9 |
| 10 | 4 |
| 9 | 5 |
| 8 | 7 |
| 7 | 4 |
| 6 | 4 |
| 5 | 3 |
| 4 | 2 |
| 3 | 1 |

В этой таблице наиболее интересным является указание на наличие как бы двух вершин, одной при 11, другой при 8. Приводимый материал, охватывающий 54 курицы-двухлетки, конечно, пока слишком мал для того, чтобы с уверенностью можно было бы говорить о реальности этих двух вершин. Число 11 и 12 однако представляется повидимому очень характерно для «хороших» кур, сидящих в выгулах. Некоторые из кур из года в год повторяют это число, как видно из следующих примеров:

Таблица 14.

Предельная интенсивность некоторых кур, исследованных в течение нескольких лет (куры в выгулах).

| №№ кур. | Предельная интенсивность. | | | |
|------------------------------------|---------------------------|---------|------------|---------|
| | 1919 г. | 1920 г. | 1921 г. | 1922 г. |
| Английские бойцовые | | | | |
| № 630 | 13 | 10 | 13 | 9 |
| № 631 | 8 | 11 | 13 | 11 |
| № 1014 | | 11 | 9 | 11 |
| № 1026 | | 9 | 11 | 11 |
| № 1015 | | 11 | 7 (болела) | |
| Павловско-индийские F ₁ | | | | |
| № 2001 | | 11 | 14 | 11 |
| № 2002 | | 14 | 7 (болела) | |
| № 2003 | | 11 | 11 | 11 |
| № 2125 | | 13 | 11 | 11 |
| Павловские-фавероли F ₁ | | | | |
| № 2046 | | 11 | 12 | 11 |
| № 2313 | | | 10 | 14 |
| № 2378 | | | 9 | 10 |

Примеры этих кур показывают, что интенсивность кладки может оставаться неизменной для некоторых кур на протяжении 3 — 4 лет, несмотря на то, конечно, что в течение тех же самых лет число снесенных яиц может колебаться значительно. Для курицы павловско-индийской № 2003, напр., сохранившей в течение трех лет жизни предельную интенсивность в 11 яиц, годовое число их за те же три года было 36, 62 и 32.

Впрочем, конечно, у нас имеется не мало случаев и заметного изменения интенсивности для одной курицы в разные годы. Большей частью мы имеем более или менее сильное падение интенсивности. Так две сестры павловско-орловские №№ 2005 и 2019 в первый год дали интенсивность 13 и 13, на следующий 12 и 6, на третий 6 и 8. Наоборот, как упоминалось, семья орловско-индодойцовых F₁ кур в первый год кладки, сидя в выгуле, дали интенсивности 8, 8 и 7, а на следующий год выпущенные на двор дали соответственно 18, 15 и 15, при чем и годовое число яиц снесенных ими тоже очень возросло.

Изложенные соображения и факты приводят нас к заключению, что предельная интенсивность кладки, как

и вообще любой элемент продуктивности, является функцией не только внутренних свойств курицы, ее здоровья и пр., но и условий содержания, и поэтому ни в коем случае не может являться какой-либо абсолютной величиной прямо сравнимой для кур разных стран и типов хозяйств. Тем не менее для многих кур мы замечаем сравнительную устойчивость этой величины на протяжении от 3-х лет, что и позволяет надеяться на то, что генетические исследования предельной интенсивности не окажутся безрезультатными.

В заключение надо выяснить, насколько годовой индекс и предельная яйценоскость являются самостоятельными элементами по отношению друг к другу, иными словами, имеет ли смысл рассматривать их отдельно, а не вместе. Простейшим способом определения самостоятельности является вычисление корреляции между годовым индексом и предельной интенсивностью. Такая корреляция, вообще говоря, несомненно должна иметься, курица с очень слабой интенсивностью не успевает в течение обычного сезона кладки дать сколько-нибудь высокое число яиц в год. Однако, тесной связи между обоими элементами не оказывается. Например, предельная интенсивность в 10 яиц может сочетаться у разных кур с годовым индексом в 105, 79, 22 и даже 16, интенсивность в 9 яиц сочетается с индексом в 69, 55, 51, 41 и 38, интенсивность в 6 — с индексами в 45, 34, 24 и 10 и т. д.

Весьма характерно, что интенсивность в 11 яиц, как мы видели из предыдущей таблицы, ясно свойственна английским бойцовым курам, несущим сравнительно очень мало яиц (в среднем около 30) и также свойственна многим гибридам с павловской породой, давшим годовое число яиц вдвое большее.

Начало кладки в году. Последним элементом яйценоскости, генетический анализ которого представляется нам интересным, является начало кладки (в году). Различные куры и в этом отношении представляют собой очень большое разнообразие. В то время, как некоторые куры нашего птичника упорно начинают кладку, хотя бы в количестве немногих яиц, в феврале или даже январе, другие опаздывают на 1,5 — 2 месяца по сравнению с ними. Весьма возможно, что в большинстве случаев начало кладки является отражением той же «силы реакции» организма на разного рода внешние и внутренние раздражители, стимулирующие яйцекладку, о которой говорилось выше. В значительном большинстве случаев «хорошие» куры, показывающие высокую предельную интенсивность в летние месяцы, обнаруживают тенденцию нестись после первых же проявлений весны в феврале. Однако, как ниже будет сказано, имеются куры ничего особенного в смысле яйценоскости не представляющие, но, тем не менее, обнаруживающие повидимому не случайно тенденцию к раннему началу кладки.

Под сроком начала кладки можно подразумевать две вещи весьма различные по существу. Во-первых начало кладки в жизни, и во-вторых начало кладки в году. Раннее начало кладки в жизни отражает собой прежде всего «скоропелость» курицы, скорость, с которой она достигает половой зрелости. Наоборот, ежегодное начало кладки, как было сейчас указано, вероятно отражает собой приблизительно то же, что и предельная интенсивность, по крайней мере, во многих случаях, и со скоропелостью не должна быть прямо связана. Поэтому для отделения «начала кладки в году» от «начала кладки в жизни» следует иметь в виду начало кладки не в первый год жизни, а, по крайней мере, во второй. К этому году половая зрелость бывает уже безусловно достигнута, так что куры-двухлетки, подходящие к началу весны второго года жизни, находятся в смысле половой зрелости в одинаковых условиях. Относительно начала кладки в первый год жизни этого сказать, конечно, нельзя. Многие если не большинство кур-молодок нашей станции начинают кладку первого года именно в зависимости от того, когда они успевают достичь половой зрелости и достаточно развиться физически, что оказывается справедливым даже для молодок американских опытных станций, находящихся в гораздо лучших климатических условиях.

О наследственности элементов яйценоскости.

Исследования Перля и Сюрфаса над наследственностью яйценоскости американских плимутроков определили тот путь, с которого следует начинать исследование яйценоскости и имеющихся в нашем распоряжении пород. Эти исследования американских авторов установили, что яйценоскость плимутроков стимулируется двумя, по крайней мере, наследственными элементами, генами, обозначенными авторами как L_1 и L_2 . По принятой в этой книге символике эти усилители яйценоскости обозначены как *fagige* и *fagike*. Первый из них наследуется как обычный ген с полом не сцепленный, второй — наоборот наследуется в сцеплении с полом, так что курица может передать его только своим сыновьям (но зато всем сыновьям), а петух передает его как дочерям, так и сыновьям безразлично. Кроме того курица никогда не может быть гомозиготной по этому усилителю, как и по любому другому признаку сцепленному с полом: *tuge*-гену, *trage*-гену, *trufege*-гену, *suke*-гену. Каждый из этих усилителей в отдельности в условиях опытов Перля вызывает зимнюю яйценоскость в 1—30 яиц, оба вместе повышали ее до 30—120 яиц в зиму (с 1-го ноября по 1-ое марта первой зимы по вылуплению). В последнее время Гудал, на Массачузетской станции исследуя яйценоскость род-айлендов, выступил с возражением Перлю, отрицая сцепление с полом усилителей яйценоскости. Возможно, конечно, что генетика яйценоскости род-айлендов отлична от генетики яйценоскости плимутроков. К сожалению яйценоскость кур в условиях нашего климата и воспитания столь отлична от яйценоскости этих американских кур, что мы пока лишены возможности составить по этому вопросу наше собственное мнение.

Однако первой проблемой, которую предстоит решить, должна быть такая: обнаруживает ли какое-либо сцепление с полом наследование различных степеней яйценоскости. Вопрос этот может быть сравнительно легче решен, а решение его в свою очередь поможет распутать наследование элементов не сцепленных с полом.

К сожалению наиболее обширный наш опыт в этом направлении, скрещивание павловской породы с рядом других—столкнулся с непредвиденным обстоятельством в виде исключительной нежизнеспособности второго поколения всех павловских скрещиваний, о чем см. выше, (инкубационные свойства яиц, стр. 108). Поэтому, во втором поколении удалось получить лишь совершенно незначительное количество кур и хотя наблюдение за ними поставило целый ряд интересных вопросов, но ни один из них не получил еще окончательного разрешения. Поэтому мы сделаем лишь самый краткий обзор полученных результатов.

Повидимому, взятый для скрещивания павловский петух № 157 оказался носителем усилителей яйценоскости, потому что все его дочери от самых разнообразных скрещиваний проявили большое однообразие своих яйценоских свойств и среди кур птичника выделились на первые места. Однообразие это иллюстрируется таблицей 15-й.

Особенно поразительное сходство обнаружили три сестры павловско-индобоюцового F_1 , снесшие за два года яиц: 93, 95 и 94, показавшие почти одинаковые индексы (за два года вместе: 186, 163 и 173), обнаружившие одну и ту же предельную интенсивность (11, 11 и 11) и занесшиеся во второй год жизни в одно время, 9—10 февраля.

Столь же большое сходство друг с другом дали и три сестры павловские-фавероли (две из которых, надо иметь в виду, годом моложе третьей). За два года они дали яиц 79, 85 и 69, соответственно сумме индексов 131, 166 и 128 и предельной интенсивности 12, 14 и 10. Занеслись они тоже приблизительно в одно время, особенно если принять во внимание, что последние две были двухлетками в более мягком 1922 году.

Две сестры павловско-орловские дали за два года 77 и 77 яиц (индексы за два года вместе 155 и 151). В пре-

дельной интенсивности второго года заметна разница, но занеслись они тоже почти одновременно, хотя и месяцем позже, чем предыдущие.

Несколько большее разнообразие обнаружили бентамки, разделенные тоже годом, часть из которых хворала дифтеритом, а потом пала от туберкулеза. Павловско-минорское гнездо тоже пострадало сильно от дифтерита, так что цифр для него мы не приводим.

Таблица 15.

Яйценосные свойства кур-дочерей павловского петуха № 157 из различных скрещиваний.

| | Годовое число яиц. | | Годовой индекс. | | Пред. интенсивность 2-го года. | Начало кладки 2-го года. |
|--|--------------------|----------|-----------------|----------|--------------------------------|--------------------------|
| | 1-й год. | 2-й год. | 1-й год. | 2-й год. | | |
| Павловск.-индобоюц- цовое F_1 . | | | | | | |
| № 2001 | 31 | 62 | 59 | 127 | 11 | 1 II |
| № 2003 | 36 | 59 | 48 | 125 | 11 | 9 II |
| № 2125 | 42 | 52 | 61 | 112 | 11 | 10 II |
| Павловск.-фавероли F_1 . | | | | | | |
| № 2046 | 30 | 49 | 32 | 99 | 12 | 16 II |
| № 2313 | 26 | 59 | 59 | 107 | 14 | 16 I |
| № 2378 | 27 | 42 | 49 | 79 | 10 | 4 II |
| Павловск.-орловск. F_1 . | | | | | | |
| № 2015 | 36 | 41 | 70 | 85 | 12 | 25 III |
| № 2019 | 54 | 23 | 106 | 455 | 6 | 20 III |
| Павловск.-бентамки F_1 . | | | | | | |
| № 2013 | 51 | 41 | 89 | 69 | 9 | 21 III |
| № 2014 | 50 | 27 | 99 | 84 | 11 | 17 III |
| № 2314 | 30 | 12 | 61 | 22 | 4 | |
| № 2326 | 48 | 18 | 74 | 24 | 6 | 15 IV |
| Павловск.-минорки F_1 1 (больны). | | | | | | |

Как видно из таблицы, куры разных скрещиваний, будучи крайне похожи друг на друга в пределах семьи, обнаруживают однако заметные различия между скрещиваниями. Например, павловско-орловские и павловско-бентамские начали кладку во второй год месяцем позже и даже больше. В этом можно отчасти видеть влияние матери, но мы склонны думать, что главнейшая часть различия падает на свойство выгулов и птичников, так как условия экспериментов требовали содержания гнезд в различных условиях. Так, гнездо павловских-фаверолей располагало выгулом гораздо меньшей площади, чем гнездо павловско-индобоюцовой кур. В то же время павловско-индобоюцовой и павловско-фавероли находились в птичнике № 2 в то время, как павловско-орловские и павловские-бентамки в птичнике № 1, более просторном и более светлом, но более, повидимому, холодном.

Такое значительное в общем однообразие дочерей павловского петуха можно объяснить с точки зрения перлевской теории ролью половой хромозомы в деле определения яйценоскости. Как известно, куры получают свою половую хромозому только от отца и поэтому, насколько яйценоскость определяется свойствами половой хромозомы, мать оказывается бессильной повлиять на яйценоскость дочерей. Проверкой этих соображений должно было явиться второе поколение (F_2) гибридов. Те куры второго поколения, которые получили бы павлов-

скую хромозому должны были бы оказаться по свойствам сходными с матерями, а те куры, которые получили бы не павловскую хромозому, а другую (бабушкину), были бы соответственно разнообразны.

Моргановское учение о «кроссинг-овере», вполне подтверждаемое и наблюдениями над курами, утверждает, однако, применительно к курам, что курочки второго поколения в большинстве случаев не получают целиком ни павловской половой хромозомы ни иной — цельной. Благодаря «кроссинг-оверу», большинство получают хромозомы нового состава, частью из «павловских» участков, частью из иных, смотря по тому, какая вторая порода участвовала в данном скрещивании.

Если бы мы могли судить о том, какой именно участок павловской половой хромозомы получает та или иная курочка второго поколения, мы могли бы судить о значении этого участка для яйценоскости. По отношению к павловской хромозоме можно следить за наследованием двух отдельных участков — участка, содержащего *tuge*-ген (серебристый элемент окраски) и *atrufege*-ген (зеленая окраска ног). К сожалению, благодаря наличию нескольких других генов, окраску ног наблюдать в потомстве павловцев очень трудно (*tifa*, *trufele* и *suso*), а *tuge*-ген, удобный для наблюдения, имеется и у фаверолей, так что в павловско-фавероловом гнезде за менделированием *tuge* наблюдать нельзя.

Если бы усилитель яйценоскости (*fagike*) оказался бы локализованным близко от *tuge*, то тогда серебристые (*tuge*) курочки второго поколения имели бы преимущественные шансы оказаться похожими на матерей, имеющих этот же участок половой хромозомы (все они «серебристые», т.е. *tuge*-формы), а золотистые (*atuge*) курочки преимущественно были бы сходными с бабушками (орловской, индобоической, бентамкой). О яйценоскости этих бабушек к сожалению мы имеем лишь отрывочные сведения, не зная года их рождения, поэтому не знаем насколько их яйценоскость отличалась от павловской. Повидимому все же она была ниже той, которую показали их дочери, перечисленные в таблице.

Полученное нами второе поколение павловско-индобоических, павловско-орловских кур и павловских-бентамок состоит пока почти исключительно из золотистых кур (*atuge*) и по своим яйценоским свойствам совершенно несравнимо с первым поколением, т.е. с матерями. Данные о яйценоскости этих золотистых кур сведены в таблице 16. Ни годовое число, ни индексы, ни предельная интенсивность кладки этих золотистых кур не могут идти в сравнение с их матерями.

Однако, конечно, силу убедительности эти цифры получают лишь при сравнении с цифрами серебристых сестер. Плохие инкубационные свойства яиц кур первого поколения могут тяжело отразиться на выходящих из них цыплятах и это может повести к понижению их яйценоских свойств.

К сожалению, серебристых кур во втором поколении пока удалось получить только 2-х. К ним можно прибавить еще двух, полученных от обратного скрещивания павловского петуха с его дочерями (вышедших из таких же яиц), но для выяснения вопроса о роли участка, несущего именно серебристый ген (*tuge*), эти куры уже не подходят. Две упомянутые серебристые курицы второго поколения исследованы только в течение одного года.

Одна из них, № 3141 павловско-орловская, судя по первому году, оказалась лучшей курицей всего второго поколения. Другая, наоборот, оказалась одной из худших.

Ясного ответа на поставленный вопрос о роли «серебристого» участка в определении яйценоскости приведенные данные, конечно, не могут дать. Нами поставлен на эту же тему еще ряд скрещиваний. Именно, петухи павловско-индобоический, павловско-орловский и павловско-бентамский, скрещенные с рядом посторонних кур, дали еще несколько дочерей, частью золотистых, частью серебристых. В течение прошлого года неслось 5 таких кур, 3 серебристых (*tuge*) и 2 золотистых. У трех серебристых средний годовой индекс (1-го года) 45, у золотистых 8, т.е. гораздо ниже. Наконец, в настоящем году 9 новых кур, 5 *tuge* и 4 *atuge*, дали по 7-е мая: серебристые в среднем по 11 яиц, золотистые — по 7 яиц.

Таким образом собранные до сего времени наблюдения над курами второго поколения различных павловских скрещиваний и «обратных» показывают, что «серебристые» куры оказываются, примерно, в 1,5 раза лучшими по сравнению с золотистыми.

Таблица 16.

Элементы яйценоскости золотистых (*atuge*) кур второго поколения различных скрещиваний с павловцем № 157. (См. табл. 12, фиг. 1).

| | Годовое число яиц. | | Годовой индекс. | | Предел интенсивности 2-го года. | Начало кладки 2-го года. |
|--------------------|--------------------|----------|-----------------|----------|---------------------------------|--------------------------|
| | 1-й год. | 2-й год. | 1-й год. | 2-й год. | | |
| Павловск.-индоб. | | | | | | |
| № 2345 | 2 | 10 | 2 | 10 | 6 | 5 V |
| № 2353 | 10 | 22 | 10 | 40 | 8 | 5 IV |
| № 2360 | 7 | 2 | 9 | 2 | 2 | 24 VI |
| № 3297 | 11 | — | 11 | — | — | 27 IV |
| Павловск.-орловск. | | | | | | |
| № 2309 | 22 | 18 | 42 | 31 | 7 | 14 IV |
| № 2310 | 39 | 14 | 63 | 15 | 8 | 13 V |
| Павловск.-бент. | | | | | | |
| № 2778 | 23 | — | 29 | 2 | — | 7 V |
| № 3112 | 6 | — | 8 | — | — | — |
| № 3118 | 5 | — | 7 | — | — | — |

Конечно, мы ни в коем случае не считаем полученные данные достаточными для решения столь трудного вопроса. Мы приводим их, главным образом, для иллюстрации нового для животноводства хода мысли и экспериментов генетика. Учитывая громадные трудности, с которыми сталкиваются попытки исследовать «гены усиливающие яйценоскость», даже при постановке дела в американском масштабе, мы несколько скептически относимся к возможности получения безупречных выводов, если мы будем исследовать яйценоскость (да и другие хозяйственные свойства домашних животных) изолированно, не обращая внимания на наследование других, «посторонних» признаков, как окраска, формы гребня и прочие признаки. Было время, когда установление закона Менделя о независимом наследовании признаков отрезало какую бы то ни было возможность связывать яйценоскость с какими-либо внешними признаками. Однако, исследования Моргана и его школы над мухой дрозофилой заставляют в настоящее время склоняться к прямо противоположной точке зрения и обращать на эти внешние и, казалось бы, самые нейтральные признаки серьезное внимание.

Конечно, между этим новым отношением к признакам стандарта и старым, еще впрочем достаточно распространенным в животноводстве, существует громадное, коренное различие. Если бы, стоя на этой «животноводственной» точке зрения, мы установили бы, что в некотором обширном опыте серебристые куры действительно несутся лучше золотистых, мы приписали бы именно этой «серебристости» определенную, хотя и непонятную, роль стимулятора яйценоскости. Генетический ход рассуждения теперь совсем иной. «Серебристый» ген *tuge* для нас является теперь ничем иным, как сигнальным геном, показывающим наследование данного участка хромозомы, ближайшего к месту локализации *tuge*-гена. Путем кроссинг-овера усилитель яйценоскости, если он имеется вблизи *tuge*, может и даже должен будет в известном числе случаев «отцепиться» от *tuge* и «сцепиться» с его аллеломорфом, *atuge*. И тогда, наоборот, усилитель яйценоскости в дальнейшем наследовании будет попадать

не к серебристым курам, а к золотистым, и золотистые куры окажутся лучше серебристых. С точки зрения животноводственного понимания стандарта получится противоречие, опровергающее какую бы то ни было роль *tuge* для яйценоскости. С точки зрения генетика, наоборот, получится подтверждение того, что где-то, вблизи *tuge*-гена, локализован в половой хромозоме усилитель яйценоскости.

Значительно большее значение приобретут наши генетические исследования после того, как будут установлены группы, или, по крайней мере, пары сцепленных генов. При известных расстояниях между такими парами сигнальных генов, следя за их наследованием, можно будет со значительной уверенностью говорить о наследовании всего участка хромозомы от такого-то до такого-то сигнального гена. И если на этом участке действительно окажется какой-либо хозяйственно-важный ген, усилитель яйценоскости или роста, скороспелости и пр., то за наследованием его можно будет следить совершенно так же, как генетик следит теперь за наследованием у мухи дрозофилы множества генов, во вне совершенно не проявляющихся.

В настоящее время в половой хромозоме кур мы имеем уже по крайней мере 4 таких гена, которые могут служить в качестве сигнальных. Как только будет окончательно выяснен порядок расположения этих генов, мы получим три участка хромозомы: от А до Б, от Б до В, и от В до Г и систематическими экспериментами, даже на сравнительно небольшом количестве материала, измеряемого скорее десятками, чем сотнями кур, можно будет выяснить хозяйственное значение различных участков половой хромозомы.

НАСЛЕДОВАНИЕ РАННЕЙ ЯЙЦЕНОСКОСТИ.

Заслуживают упоминания наследственные явления еще в одной линии кур птичника. В 1919 году в Тульской губернии были приобретены в крестьянском хозяйстве три курицы, или сестры или вообще ближайшие родственницы, отличавшиеся негрским пигментом (*trule*). Эти куры (№№ 640, 641 и 653) происходили от какой-то невыяснен-

ной нами линии кур, под именем «бабушек», разводившихся в хозяйстве А. С. Хомякова (Слободка, Тульской губ.). Эти куры обнаружили несомненную тенденцию запоситься ранее других. Среди кур нашего птичника только немногие начинают кладку ранее 1/III. Яйценоскость в январе-феврале в условиях содержания кур в совершенно холодных птичниках представляется исключением. Тем более интересно, что упоминаемые «бабушки» оказались как раз в числе этих исключений. Так, в 1920 г. среди 44 кур Тульского отделения станции ранее 1/III занеслось всего лишь 2 курицы, «бабушки» № 640 и 653. В 1921 г. до 1/III в Тульском птичнике занеслось снова лишь 2 курицы, те же «бабушки». В Аникове в это время занеслось 6 кур, итого всего 8 кур из 96. В 1922 г., благодаря более мягкому январю, занеслось заметно больше кур. Напротив, в 1923 г., благодаря суровой зиме, в феврале занеслось только две курицы. Замечательным образом одна из них, № 3331, оказалась дочерью «бабушки» № 640-й. Отцом этой курицы был английский бойцовый петух, представитель породы, вообще говоря, не склонной к ранней яйцекладке. Правда, одна из 5-ти исследованных нами англо-бойцовых кур в упомянутом мягком 1922 г. занеслась в числе многих других в конце февраля.

Если в данном случае мы имеем действительно наследование тенденции к раннему началу яйцекладки (в году), это интересно прежде всего в том отношении, что здесь наследование идет от матери к дочери, следовательно без участия половой хромозомы; возможно, поэтому, что здесь мы встречаемся с первым геном Перля (*fagige*). С другой стороны, курица № 3331, обнаружившая позыв к раннему началу кладки подобно своей матери и тетке в смысле яйценоскости вообще оказывается далеко не удачной курицей, во всяком случае, повидимому, далеко уступая матери и двум теткам. Мы, таким образом, можем иметь специальный «ген ранней яйцекладки», сочетание которого с другими усилителями должно будет дать уже раннюю и интенсивную кладку. Для выяснения этого вопроса нами получены от тех же «бабушек» петухи, а от них дальнейшее потомство, исследование которого начнется с этого года.

**GENETICS
OF DOMESTIC FOWL**

P r e f a c e.

In this volume we publish some works of the collaborators of the Genetical Station Anikovo near Moscow. This Station was founded in the year 1918 by the Moscow Institute of Experimental Biology and entertained by the Research-Department of the Agricultural Commissariat, by the Commissariat of Public Health and by the Russian Academy of Science. The chief subject of our investigations remains the genetics of fowl and sheep.

As it is always the case by the experiments on the cross-breeding, which continue many years and require a complex organisation, the here published investigations owe their origine to the collective work of the whole learned staff of the Anikovo Station. In the first place I am pointing out the name of Prof. W. N. Lebedew, who during many years has had under his guidance the whole life of the Station; only thanks to his selfdenying activity especially in the hard days of 1918 — 1919 the work on the crossbreeding of fowl had not been interrupted. I will also mention in this place the names of the late D-r L. P. Kravetz and S. S. Leontiew, whose assistance has been so essential in the initial period of my work on the cross-breeding of fowl (1917 — 1919).

The separate tables of this volume have been executed under my guidance by the painters A. N. Martynoff and N. N. Lwowa, who to an artistic talent are adding the fundamental knowledge of zoology. The figures in the text are accomplished by Miss Epishkina and late Mrs Ispolatova.

When organising the study of the genetics of fowl we chose two russian races for breeding experiments: the Orloffs and the Pawloffs. Both these races of fowl are autentically rus-

sian. The Orloffs — big race with nut comb and specifical feathering — are of asiatic origin and very like the Malay fowl; undoubtedly they are descendants of a very ancient race of domestic fowl, having kept together many genes, which have been later distributed between different new races. Only in the last years before the war these Orloffs have been brought from Russia to the Western Europe and especially to England, where there arose several clubs of Mahagani Orloffs. I do not know, whether this race has been ever used by english investigators for genetic purposes.

The Pawloffs are the crest-race with beard, double comb, high nostrils and feathered legs. This race is almost unknown in Western Europe and America. German writers consider the russian Pawloffs as the most ancient race of all crest-races and their ancestors. Thus I could be ascertained that the results of our investigations ought to be quite new and could not have anticipated by the parallel investigations in other countries.

These birds are well accustomed to the conditions of our climate and domestic keeping of the Russian peasant; that is to say, these races ought to possess some genes, which can manifest phenotypically as the endurance or immunity to some Russian infections of fowl. Thus the pure scientific experiments could be accompanied by some practical economical results—the amelioration of russian domestic fowl. But this is a problem, which requires much time to be performed, and now in this first fascicle of our investigations we hardly can attempt to grant positive practical results in that direction.

N. K. Koltzoff.

Mai 1923.

Studies on the genetics of domestic fowl.

A. S. SEREBROVSKY.

I.

THE NOMENCLATURE.

In this paper we are using a new system of nomenclature for the genes. The principle of this nomenclature has been published in «Bulet. of the Institute of Experimental biology» 1921, № 1. Previously, the decimal system of classification of the hereditary characters has been worked out, each gene representing corresponding numerical symbol. Thus, f. i., we have fixed for the colouring the group 8, for the ground genes of colouring the group 81, for the different albinotic genes the group 811. To this group belong both the well known recessive albinisms of poultry under the symbols 8114 and 8115. To facilitate the use of these symbols in conversation, they are converted into alphabetic symbols by means of a special table (page 9). The symbol 8114 is divided in two parts (81 — 14) and is to be read by means of the table as «te — du» or «tedu», and symbol 8115 or 81 — 15 as «te-fa» or «tefa». The recessive allelomorphs are designated by the addition of an «a» at the beginning of the word, for instance tifa-atifa, trufege-atrufege and so on. In cases, where the series of allelomorphs are known,

the first letters might also be other vocals. For example in rabbits the gene agouti (8512) is read as tradi, the gene of black as atradi and the gene of black-and-tan condition as etradi. The albinotic series of the guinea-pigs is to be read as tede, etede, otede, utede and atede — (further, aetede, aitede, oetede and so on). The expressions «hetero-tede» or «homo-tede» designate the hetero or homozygous condition. It can also be marked out by the expression simplex tede, duplex tede, or by writing thus — tedu₁ tedu₂.

Such a system of nomenclature affords the possibility to give every new gene a specific denomination. For example the albinism is known in the different forms of the Galinaeae, as poultry, turkeys, guineahens, and also in pigeons. But as we already know that the poultry have two different albinisms, atedu and atifa, it is evident that these two symbols cannot be appropriated to the albinism of turkeys. According to this system we can easily avoid this difficulty in giving to the albinism of turkeys, for example the denomination of tefe (8116), to the albinism of pigeons which is

sex-linked — of tefi (8117) and so on. If we want to express the idea of a particular proximity, for instance of the albinism of guinea-hens to the albinism of poultry, we can designate it under the symbol of tedude (811411) and so on, or on the

contrary to bring it together with the symbol of the albinism of the turkeys — tefede (811611) and so on. The Morgan system is not always able to give suitable words being thus in danger of a very soon exhaustion of its lexicon.

II.

REGISTER OF GENES OF POULTRY

In this register we have tried to enumerate all the genes which have been established or proposed by different authors, old or new. Besides, this table does not pretend to be complete because it contains only genes which the author has already asserted. The genes are grouped in the order of the decimal numerical system:

- 1...genes of physiological characters.
- 11... some not quite fixed genes of the catalasa of the blood (see the article of Savitch).
- 12...genes of the physiology of breathing.
- 126 genes of the voice.
- 1261 — dipe — the probable gene causing the difference in voice between Gallus Stenley and Gallus bankiva.
- 1262 — dipi — the probable gene causing the difference in voice between the Egyptian breed and common poultry.
- 1263 — dipo — the gene marking out the low voice of cocks of the Orloff breed.
- 15...genes of the physiology of reproduction.
- 1521... genes of egg laying.
- 152221 — fagige — the gene (L_1) of Pearl, intensifier of egg - laying.
- 152231 — fagike — the gene (L_2) of Pearl, the second intensifier of egg-laying (sex-linked).
- 18...genes of instincts.
- 186...genes of the instincts of maternity.
- 1865 — fora — the gene of broodiness, stated by Davenport. The genes A C and N of Goodale are to have the symbols: 186511, 186512, and 186513 — forade, foradi, and forake.
- 2...genes of internal anatomy.
- 21...genes of the organs of circulation. The not yet finally established gene of anomaly of Arteria femoralis (see fig. 1).
- 22...genes of the organs of breathing.
- 2214 — gidu — the gene bringing about the normal structure of the nostrils. Agidu — high nostrils.
- 2365 — goqua — the gene bringing about the trunkated form of the liver (see fig. 2).
- 3...genes of the skeleton.
- 31...genes of the skull.
- 3171 — kese — the gene of the normal structure of the skull. By akese — hernia on the top of the head.
- 5...genes of the characters of the body.
- 52...genes of the general size of the body.
- 5221, 5222 — and other — genes intensifiers of the size.
- 5223 — nike — genes inhibitors of the size, till now insufficiently studied.
- 56... genes of the tail.
- 5681 — quete — the gene proper to the rumpless breed.
- 6... genes of the extremities.
- 6231 — pike — the gene shortening the feet.
- 655...genes of the spurs.
- 6551 — rane — the gene inhibiting the development of the spurs in hens; arane — spurs in both sexes.
- 6553 — rano — the gene doubling the spurs in the stock of Orpingtons of our Station (see fig. 3).
- 6671 — rese — the gene of the normal development of the toes, arese — the brachydactyly of the fourth toe.
- 6681 — rete — the genes of the polydactyly.
- 668131 — reteke — the inhibitor of rete, the dominant fourtoesness.
- 6811 — rode — the gene exist in shortlegged reptilan-breeds.
- 74... genes of feathering.

7412 — sudi — the gene of the normal structure of the feather. Asudi — silky feathering.

7415 — sufa — the probable gene causing the difference between the structure of feathering of the Gallus Sonnerati and Gallus bankiva.

7431 — suke — the asiatic gene-inhibitor of the feathering (see the article of Saharova).

7432 — suki — the dimorphic gene of the feathering (see the same article).

7437 — sukli — the gene of bareneckedness.

74441 — sule — the gene of the frizzled feathering.

7442 — suli — the gene of close feathering of the Indian Game breed; see the article of m-rss Wassina.

7445 — suma — the gene of henny-feathering.

745...genes of the crest.

7451 — sune — the ground-gene of the development of the crest.

7454 — sunu — the gene of the spreaded form of the crest, asunu — the compressed crest of the Pavloff breed.

7461 — suque — the gene of the muff, beard and profuse hackle.

747...genes of the feathering of legs.

7473 — suso — the gene of dominant cleanlegedness, asuso — Pavloff booting (see below the article about leg-feathering).

7474 — susu — the gene of dominant leg-feathering.

7475 — susta — the second gene of dominant leg-feathering.

7477 — susti — the gene of the feathering of the heels.

74... the genes of the feathering of the tail.

7482 — suti — the gene of the continuously growing tail of Tosa-breed.

8...genes of the colouring.

8114 — tedu; 8115 — tefa; 8215 — tifa; 8251 — tine; 8311 — tode; 8312 — todi; 8315 — tofa; 8316 — tofe; 8351 — tone; 8421 — tuge; 8441 — tule; 8521 — trage, 8525 — trakla; 8541 — trale; 8571 — trase; 8552 — trasi; 8581 — trate — genes of the colour of the plumage and down (see below the article about the colouring).

891451 — trudune — the white color of the face of the Spanish breed.

891461 — truduque — the white colour of the earlobes.

8916...genes of the colouring of the feet.

891621 — trufege — the gene of the yellow colour of the feet.

891641 — trufele — the gene of the white colour of the feet.

893... genes of the colouring of the shell in eggs.

893511 — truklade — the gene of the pale colour of the shell.

893521 — truklage — the gene causing the brown shell in presence of truklade.

893531 — truklake... the gene of the dominant white colour of the shell.

894... genes of the colour of the insides.

8941 — trule — the genes of the negroe-pigmentation.

8954 — trunu — the gene of the red iris.

91... genes of the comb.

9111 — wede — the ground-gene of the comb present in all the poultry.

9141 — wele — the gene divider of the comb or the gene of the Y-comb.

9151 — wene — the gene of the rose comb.

9161 — weque — the gene of the pea comb.

9165 — wera — the gene of the crown comb.

917... genes changing the number of the teeth of the comb.

9195 — wexa — the gene determining the dropping of the comb in hens.

III.

GENETICS OF THE COLOUR.

The following genes of the colour of the plumage and of the down are described.

T e d u — the ground gene whose presence is required for the development of each color save white. The substitution of *tedu* for its allelomorph *atedu*, brings about the albinism, which in other respects distinctly differs from the albinism of mammals in the way that it does not affect the colour of the eyes like the albinism of turkeys, and perhaps of other birds. In this way the albinism of birds is more like the utmost degree of the piebald condition of mammals. Nevertheless it also obviously differs from it because here the albinism is not complete in the down which is but lightly coloured and thanks to this colour you may observe the segregation of several genes: *tuge*, *trage* and others. *Tedu* inherits close to the Mendelian ratio and is not sex-linked.

T e f a — the second ground-gene of colouring described by *Bateson* and *Punnett* and allowing to expect that in the future there will be found some other genes wanted for the development of the colouring.

T i f a — the gene usually called «melanistic», but whose effect is very various: in some cases it converts a clay hen into a black one; in others a clay into a white, and in others — it gives to a golden plume a white or blue edge. *Tifa* converts chicks into blacks but only when the *trasi*-gene is present and *tode* is absent. *Tifa* has been studied in so various breeds as the *Pavloff*, *Minorca* and *English bantams* and everywhere it occurred to be the same gene.

Thus its origin is to be attributed to the remotest antiquity. *Tifa* inherits close to the Mendelian ratio but in some cases in the *tifa*-categories there is to be noticed a deficiency of about 15% and here a proof should be necessary.

T i n e — the gene bringing about a «wild» i. e. striped down in chicks and slightly obscuring the colour of the plumage by the development of dark dots. On the contrary the colouring of the cocks is only very little or not at all affected by the *tine*. *Tifa* substitutes *tine* but probably only in the presence of *trasi*. On the contrary in its absence you can get «marble-striped» chicks. *Tine* is inherited close to the Mendelian way, without sex-linkage.

T o d e — a typical inhibitor, inhibits only the black pigment in the down or plumage wherever it is to be found. In the homozygous condition it evidently acts much stronger, inhibiting the black pigment to a white colour, if this is not to be explained in a more complex way by the presence of two genes according to the scheme of *Lippincott*. It is usually studied in the blue andalusian colour in the presence of *tifa*-gene, but can also be isolated. By addition to the black-breasted red colour it is only of a very slight effect in cocks (in the heterozygous condition) giving a little lighter tint to the breast. In hens its effect is stronger, but only on areas of black spots. It also has its effects on the black recessive colour brought about by the *atule*. Is inherited close to Mendelian way, without sex-linkage.

T o d i — inhibitor of all colours, brings about the epistatic white colour—inhibits the effect of all other genes of coloration, with the exception of *trale*, perhaps partly of *tule* (in cocks) producing pyle-coloration; is not sexlinked, is inherited close to Mendelian way.

T o f a — the gene of complex effect, distributor and inhibitor. Its inhibiting effect manifests itself though inhibiting the black breast in cocks. Its distributing effect — is such that in the presence of *tofa* the colour of the edges of the hackle of the hens spreads on its whole plumage. *Tofa* comes into play in the colouring of buff breeds, light *Brahmas*, also of all races, in which the sex-dimorphism of the colour is considerably inhibited as the *Pavloff* breed, *Hamburg*, *Sebrights bantams*, *Golden* and *Silver Wyandottes* and others: usually all races, which are known in their golden and silver varieties.

T o f e — the gene of henny-coloration in a still higher degree than *tofa* inhibits the sex-dimorphism of colouring. Till now it has been observed only in connection with *sum*-gene, the gene of henny-feathering, but this last probably represents an independent gene. There have been considerations suggested in favour of the conjecture that *tofe* exists in every normal hen but it is to be inherited only by the female line, evidently with assistance of the Y-chromosome. The question of *tofe* translocation from the sex chromosome into autosome requires an explanation.

T o n e — inhibitor, not yet sufficiently studied, similar to *tuge*, as to its effect, but transmitted from mother to daughter.

T u g e — gene known under the name of the silver-gene, sex-linked, influences only the golden areas of the colouring, changing them into whites. In the presence of *tuge* the three chief elements of the colouring of the plumage: black, red-clay and light golden come out very distinctly. The first two are probably pigments. It is more difficult to state the same about the light golden element, particularly developed on the edges of the feathers. *Tuge* transforms exclusively areas, having a golden tint. This is why in the absence of *tofa* the effect of *tuge* is small and the red and clay pigments remain altogether unaffected. *Tofa* spreads the golden tint, intensifying the effect of *tuge*.

T u l e — producing the red and clay pigment, brings about the clay plumage colour in hens and the red wing coverts and hackle in cocks. In its absence in the *atule*-forms arises a recessive black-brownish colouring, without red-clay pigment. The golden edges of the feathers brought about by *trale* can remain. The colouring of the down is unaffected, light or wild-striped, in the last case (*tine*) it evidently attains a special brightness of striping. *Tule* very likely corresponds to the gene of the red wing coverts, whose sex-linkage was mentioned by *Davenport* in 1912. Nevertheless in one case the *atule* cock was obtained from a *tule*-hen, in contradiction with sex-linkage. But the question is not yet clear enough because the *atule* hens arise more often than *atule*-cocks.

T r a g e — the well known gene bringing about the barred condition of the plumage and proper to the *Plymouth-Rocks*. Sex-linked.

T r a k l a — not yet thoroughly studied, has been successfully observed in different crosses with the cock of the *Pavloff* breed. By crossing it with the *Indian Game* hens or the *Minorca*, the hens F_1 came out pure blacks (Table 14, fig. 1,2; table 14, fig. 3, 4). By crossing the same cock with the *Faverolles*, *Bantams* and *Orloff* breed, the hens F_2 came out black, white marked (see tab. 13, fig. 1 — 3, table 15, fig. 1—4) and pure blacks were got only in the second generation. The dominance of this gene is quite clear, but as it is to be clearly established only on a developed plumage, its inheritance by means of the monohybrid formula could not be successively proved.

T r a l e — brings about the development of the golden and silver colouring, chiefly on the hackle and saddle of the cocks and the hackle of the hens, is epistatic to *tifa* and even *todi* (in these areas of plumage). Its Mendelian inheritance is not yet fixed because it does not appear sometimes where it ought to be present. For instance it comes into account in the colouring of the old *English Game*. This gene is lacking in the *Orloff* breed. That is why in cocks the red tint is of a deeper colour and by crossing with the black races the offspring is also pure black.

T r a s e — distributor of coloring. In its presence the feather is self coloured and the substitution of *trase* to *atrase* brings about the development of white edges in plumes. It is to be supposed that there are two similar genes, for by crossing the spangled *Orloff* breed with the *Houdan*,

which have a similar type of marking all the offspring are self coloured (tabl. 16, fig. 1).

Trasi — another distributor, in the presence of which the black pigment might spread on the whole plumage and in its absence (by the *atras*i-forms) the middle of the feather seems golden (by *atuge*), or white (by *tuge*). Black down by substitution of *trasi* for *atras*i is converted into chocolate or gray.

Trate — causes white tips of the plumage of the head and of some other feathers.

In hybrids of Plymouth-Rocks carrying the *trage*, there is to be observed a systematic appearance of feathers coloured in such a way that they look as being deprived of this or that gene: whites, self-black, golden-laced blacks, silver-laced blacks, red feathered and s. on, quite as if by these birds a somatic segregation, or non-disjunction phenomena had taken place. The examination of the plumage affords the possibility to read the whole heterozygous part of the genetical formula of the given bird. This question has to be treated with more details in a special article.

Further there has been examined the question of the possibility of comparing the genetics of colouring of the fowls to that of the mammals, whose genetics have already been studied. But first of all we must try to make out the point to what we are to compare the colouring of the hair — to the colouring of the down or to that of the plumage? The genetics of the colouring of the down and of the plumage appear to be quite different. Between the colouring of the hair of the mammals and the colouring of the down of the chicks there exists a certain parallelism, which may be possibly caused by the similitude of external, chiefly termical conditions, by the development of the hair of the mammalian embryo and the down of the chick.

Finally we have tried to examine the most important combinations of 14 genes of colouring in order to give a description of the corresponding phenotypes (pages 33 — 43). Here we are aware that the combination including the largest number of dominant genes turns out to be purely white and the most recessive of the possible non-albinotic combinations show to be tricoloured and very variegated.

IV.

GENETICS OF LEG-FEATHERING.

The study of the inheritance of leg-feathering in different stocks of poultry, has established first of all the existence of two types: the recessive leg-feathering and the dominant leg-feathering. The first type occurs in the Pavloff breed in its pure condition. By mating it with the cleanshanked Indian Game, Minorca and Orloff breed, its leg-feathering entirely disappeared (by 60%), or at least left slight traces (40%). See table 13, fig. 1 — 4; 14 fig. 1 — 4). In the F_2 -generation there appeared again 25% of extracted recessives with the Pavloff type of leg-feathering (see table 10 and 18). The different crossings, grouped in the table 9, have showed that here we have to deal with one *suso*-gene, the inhibitor of leg-feathering. The Faverolles have another type of leg-feathering, the dominant type, caused by *susta*-gene. In the heterozygous condition this leg-feathering fluctuates considerably, but nevertheless the different types of crossings show the Mendelian ratio 3 : 1 and 1 : 1 in a very satisfactory way (page 49). By crossing these two different types of leg feathering (Pavloff with Faverolles) we get hybrids whose leg-feathering is slighter than in each of the parents, because the recessive leg-feathering disappears and the dominant leg-feathering, passing into a heterozygous condition also diminishes (see table 15, fig. 1, and 2). In the second (F_2) generation both the leg-featherings segregate quite independently, according to the ratio 9 : 3 : 4. But there probably arises a small excess of forms with the Pavloff leg-feathering. The crossing in the presence of one *susta*-gene and both *susta*-and *suso* are grouped on table III, at the page 49, and at the page 50.

Investigations of a very reduced leg-feathering disturbing the standard of the Orloff breed showed that it was caused by the latent recessive leg-feathering so that the

slightly leg-feathered specimen of the breed occurred to be *suso*-simplex. By mating two such lightly leg-feathered-specimen the Pavloff leg-feathering is extracted, s. page 51.

The leg-feathering, inherited in the stock of Bantams occurred to be complex, caused by the simultaneous presence of both the recessive and dominant. By that type the shank is feathered from outside and inside (the property of the recessive type) but the outside toes bear much larger feathers, proper to the dominant leg-feathering (table 15, fig. 3,4). These matings are grouped on the page 52.

Investigations of the leg-feathering of the light Brahmas have shown its complex constitution, which has not yet been wholly analysed. By mating Brahmas with Partridge Wyondottes the offspring is well leg-feathered (table 18, fig. 5, and 6). By back-crosses of hens F_1 with cleanshanked forms instead of the 1 : 1 ratio there arise 75% of leg-feathered and only 25% of cleanshanked, proving the presence of two genes. But we did not succeed in establishing the presence in this cross of the *suso*-gene and for that reason we are compelled to admit the presence of one new gene of the dominant leg-feathering (*susu*-gene). In these crossings the type of leg-feathering with an isolated tuft of down (later also of feathers) on the tip of the middle toe (which has been seldom observed by the Faverolles the *susta*-gene being present) appears very distinct. Therefore the difference between *susu* and *susta* is to be sought in the nature of the arising «tip-tufts» (see tabl 18, fig. 5. and 6). Investigations of the types of the dominant leg-feathering are not yet finished. The result of concerned crosses are grouped at the page 54.

The instances on the *susti*-gene are grouped on the page 45. See also tables 18 fig. 3 and 4.

V.

THE TOPOGRAPHIA GENETICA OF POULTRY.

Considering the investigation in genetics, the fowl seems to occupy the second place after *Drosophyla* among animals studied. It is therefore very important to ascertain in what degree the brilliant ideas of Th. Morgan and his collaborators are justified in it. Nowadays it becomes quite clear that between inheritance in poultry and that in *Drosophyla* there exists a starting resemblance as to the sexlinked genes on one side, and a certain difference as to the non sex-linked

genes — on the other. The persistent researches of the linkage-groups among the auto-genes give poor and incertain results. Till now we don't know a single undubitable case of linkage. But nevertheless there are any proofs in favour of the existence of several linked pairs among the auto-genes.

I. Group: The group of X chromosome. It contains the following genes: *suke* — inhibiting the rapidity of feathering, *tuge* and *trage* — two genes of colour of plumage,

trufeg — the gene of yellow feet, and finally *fagik* intensifier of egg-laying (L_2 of Pearl; according to this author). There are observations of a simultaneous segregation of *suke*, *tuge* and *trage*. By transmission from mother to sons all three genes are inherited with complete coupling, but in males of F_1 this coupling is broken. The *suke* occurs to be very distant, giving the crossover with both *tuge* about 30% and *trage* about 50%; *tuge* and *trage* show a coupling about 30%. Some data are collected to prove the following order of genes — *suke*, *tuge*, *trage*. *Trage* and *trufeg* are linked very close together. It is to be believed that the crossing-over in poultry does occur very easily and the length of x-chromosomes expressed in Morgans units (which therefore it may be convenient to call «morganids») is probably longer than 100.

II. *Group: The *gidu*-group. We may include in it the genes: *gidu*, *wele*, *sunu* and probably — *kese*. *Gidu* (normal nostrils) and *wele* (Y-shaped comb) are in complete repulsion between them and therefore we can bring only indirect proofs in favour of the supposition that they are two different genes and not one. *Sunu*, which caused the spreaded form of the crest (see fig 8) and *gidu* are strongly linked together and in our crosses those two genes inherit like a single gene. In F_2 specimen, which inherits high nostrils (a *gidu*-gene), a compressed «Pavloff» crest is also to be got (see table 13 fig 4). Nevertheless we succeeded in finding a hen, having normal nostrils (*gidu*) but with a typical Pavloff crest (a *sunu*). The analysis of this hen in order to prove the crossing over between *gidu* and *sunu* has been undertaken, but the hen perished (fig. 33). In favour of the linkage between a *kese* (hernia) and *wele* we can refer to the data of Davenport (1906).

III. Group: The *tifa*-group. Punnett has pointed out the correlation between the white colouring of the eggs and the black plumage. The data we have gathered

being very scanty, nevertheless allow to admit a slight linkage of both the genes *truklake* (the dominant white-shell) and *tifa* (the «melanism»). But this linkage requires further experimental proofs.

IV. Group: The *tode*-group, established by Lippincott for the purpose of explaining the mode of inheritance of the blue Andalusian colour, but cannot be sufficiently proved till now.

V. Group: There has also not been proved the linkage which may probably exist between the brachydactily (*arrese*) and some gene of leg-feathering, perhaps *susta*. The fully developed Pavloff feathering does not affect the toes, while even the slightest legfeathering of *susta* (but only in definite stocks) is of a great effect. For that reason the existence of a linked pair *susta-arrese* is probable.

V Finally there remains a not yet experimentally proved linkage of henny-coloration and henny-feathering *tofe* and *suma* genes, which are inherited in a Mendelian way like a single gene. However it is very probable that here we have to deal with two genes.

The scantiness of the results we have got in our researches of linked groups (see page 65 — 67) is to be explained by the suggestion that in the autosomes of poultry the crossing over occurs very easily in both sexes. To prove it 8 genes have been taken at random (according to supposed pairs of autochromosomes before the researches of Shivago) for studying them in all possible combinations (see page 68) for proving the independence by ovogenesis.

The genes proved everywhere to be independent. This might be explained either by the hypothesis that by ovogenesis in hens the crossing over occurs also or that the 8 genes taken at random happened to be located one in each of the 8 chromosomes. The probability of this latter case¹⁾ is very insignificant and we are compelled to admit the first explanation.

The chromosome-complexes in the somatic cells of the male and female of domestic chicken.

P. J. SHIWAGO.

The investigation was conducted on the 15 — 17 days old embryos, whose sex was strongly determined by the examination of their gonads, as on the testicles of the young and adult cocks. The fundamental results of the investigation can be briefly summarised in the following points.

1. The somatic chromosome-complex in fowl consists of elements of very different length, whereas the thickness of all chromosomes is quite the same and is nearly equal to $0,5 \mu$. The longest chromosomes, which may attain nearly 3μ are 5 to 6 times longer, than the short ones. Any windings, which are to be observed in the longest chromosomes, should disappear in the metakinesis-stadium, when all chromosomes become straight and for that reason are not characteristic for their form. (See fig. 1 and 2, pag 76).

2. The disposition of the chromosomes in the equatorial plate is at first very regular and constant. The longer chromosomes lie outside and the smaller ones — inside: the elements of the outer circle lie in a more or less radiuslike manner and have a tendency to a symmetrical disposition: in the male every long chromosome on the right has its corresponding one on the left (on the figures 1 and 2 the paired chromosomes of the right are designated by big letters A, B, C and those of the left — by small ones a, b, c, ...).

3. In the homozygotic male all chromosomes in the somatic cells are paired; their number is equal to 32 (see fig 1).

The same complex with all its particularities is to be found also in the primitive generative cells and in the spermatogonia.

4. In the heterozygotic female the somatic complex of chromosomes differ from that of the male in that, that here one of the longest chromosomes is not present; in its place there is to be observed on an impair small chromosome, which nevertheless in the equatorial plate is usually not always distinct.

5. The male-complex consists therefore of 30 autosomes + 2 X-chromosomes, and the female-complex — of 30 autosomes + X + Y.

6. The comparative study of the male and female complexes shows, that the X-chromosome belongs to the longest chromosomes and lies in the outer circle of the equatorial plate near the chromosome B (resp. b of the left side). In the male the position of both X-chromosomes remains the same during the whole mitotic process — that is between the chromosomes B and b; at the female, however, the unique X-chromosome in the young equatorial plate lies also always at first between the autosomes B and b, but later it changes its place (see fig. 2) and sometimes may occupy a quite isolated position.

¹⁾ Even after Shivago's discovering of many new small chromosomes. p. 74.

Genetics of the rate of feathering.

L. N. SAHAROVA.

Chicks of different breeds do not get feathers at the same rate of quickness and this difference is hereditary. On fig. 2 pag. 78 we can see variety in the rate of development of the wing feathers of chicks, ten days old, hatched at the same time and brought up in similar conditions. On the ordinate — the number of chicks. It is evident from the table, that some of the chicks develop very slowly (a separate dotted curve) reaching in most cases the second stage, while other chicks develop very quickly (a solid curve) reaching the 5-th and 6 - th stages. The rate of feathering is characteristic for a breed.

Breeds can be divided in three separate types according to the rate of feathering.

I. Quick feathering breeds, which include: 1) Bantams, 2) English Games, 3) Minorcas, 4) Indian Games, 5) Pavloff, 6) Russian fowls of no special breed and others.

II. Slow feathering breeds, including heavy breeds, originally from Asia or their derivatives: 1) Cochins, 2) Brahmas, 3) Langshans, 4) Partridge Wyandottes, 5) Plymouth Rocks.

III. Breeds which get feathers dimorphically i. e. at a different rate of feathering for cocks and hens. While the cocks get feathers at a slow degree, the hens do it much quicker almost at the same rate as the quick feathering breeds. Such are the Faverolles, Orpingtons and the white Wyandottes.

These terms of «slow» and «quick» feathering are of course only schemes for investigation, showing a certain variety within the same group. Tables 3 — 11 show the development of feathers on different parts of the body: wings, tail, paraptera, thighs, sides, craw, back, rump and head. On the absciss is marked the age of chicks, on the ordinate — the corresponding degrees of feathering. It is obvious that everywhere the curves of quick feathering breeds (Bantams ♂ ♀, English Games ♂ ♀) are higher than those of slow feathering breeds. Curves of slow feathering breeds (Cochins ♂ a ♀, Wyandottes ♂ a ♀) and young cockerells of dimorphical feathering breeds (Faverolles ♂ ♂, Orpingtons ♂ ♂) are lower. Curves of young hens of dimorphical feathering breeds occupy an intermediate position (Faverolles ♀ ♀, Orpingtons ♀ ♀). The following order of the breeds as to their rate of feathering from quick to slow is to be noticed: 1) Bantams, 2) English Games, 3) Orpingtons ♀ ♀, 4) Faverolles ♀ ♀, 5) Orpingtons ♂ ♂, 6) Wyandottes, 7) Faverolles ♂ ♂, 8) Cochins. This order is the same in all the curves of all the parts of the body. It affords suggestion that the rate of feathering depends on some factor detaining

or accelerating the feathering at once of all the parts of the body.

Curves on fig. 12 show the development of wing feathers «to the heels» in representatives of all three types of feathering (English Games, Orpingtons, Wyandottes). The age of the chicks in days, is marked on the absciss the number of chicks on the ordinate. Here as well as in the following comparisons of the development of featherings, the development of wing feathers is taken as the most definite and the most studied reaching the stage «to the heels».

Slow feathering as well as dimorphical feathering (the difference between these two has not yet been established) differ from quick feathering in a series of characteristics.

1. The first two groups when covered with down have it much longer especially about the head.

2. Adults have a more profuse feathering which is more distinctly noticed in the region of neck and thigh, while quick feathering fowl has a sleek feathering (see table of contours on fig. 13).

This porousness in feathers depends on a small quantity of barbs going from the shaft into the middle part of the feather. The numbers of barbs were counted at a length of 1 cm. for feathers of the back. According to 464 accounts a table p. 82 shows that in slow feathering and dimorphical breeds the barbs are disposed less densely than in quick feathered breeds. In dimorphical breeds the additional feathers are longer and more profuse than in quick feathering breeds (fig. 16, pag. 85).

The dimorphical type of feathering is dominant over the quick feathering. This dominance must be of an intermediate character and the gene of the dimorphic breed (s u k i-gene) is to be found in the autosoma, since it is transmitted in the same degree from fathers and mothers to offsprings of both sexes. The dimorphic type of feathering is not sex linked, but is partly sex limited (fig. 17 — 21).

Asiatic type of feathering is also dominant over the quickness of feathering, but it is not equally transmitted from father and mother (S u k e gene). Whereas the father transmits the asiatic type of feathering to sons and daughters alike, the mother transmits it only to sons. Thus the above mentioned type of feathering is sex-linked, but not sex limited (fig. 22 — 25).

The relationship between the dimorphic and asiatic types has not yet been sufficiently investigated.

The inheritance of close-feathering.

E. T. WASSINA.

For the measurement of close-feathering was taken the quantitative index, which determined by the number of the barbules issued from the barb of the pluff of feathers at the length $\frac{2}{3}$ millimeter.

The value of index varies from 8,6 to 13,0.

The Indian Game, typical as close feathered breed, gave the index: $12,5 \pm 0,03$. The Pavloff and Bantam as typical normal feathered, gave the index: $9,8 \pm 0,03$.

Three mature hens F_1 Indian \times Orloff and five hens

Indian Game \times Pavloff clearly close-feathered according to their appearance gave an index in average for the first = 12,74 and for the second = 12,17.

The dominance of the close feathering is therefore confirmed by this method.

The analysis of the F_2 Indian \times Orloff-cross shows the very probable monohybridical type of the inheritance, i. e. the close-feathering depends on single factor — s u l i-gene.

The genetic analysis of the structure of the pelvis by domestic fowl

A. N. PROMPTOV.

The structure of the pelvis may play an essential role in determining the whole stature of the fowl, and perhaps their productivity and the size of eggs.

Among the different races of domestic fowl there are hereditary differences in the structure of the pelvis. The dissection of about 4,000 chicks and adult fowl allowed us to establish some types of structure.

The most common and numerous type («normal» type) is characterized by the presence of four dorsosacral vertebrae (21 — 24-th), the last of which (24-th) has the broad *processus transversi ventrales*, serving to support the ilei bones; the 25-th to the 30-th vertebrae are of lumbosacral type without the *proc. transv. ventrales*. After the 30-th vertebra begin the vertebrae with the thin *proc. transv. ventrales* — vertebrae sacralia and urosacralia. In this type of pelvis *acetabulum* lies on the level of the 30-th vertebra (the pelvis 3 on the table of page 89).

The other type has also four lumbosacral vertebrae, but here not one but already two have the broad *proc. transv. ventrales* (23-th and 24-th); after the interval from the 25-th — to 28-th vertebra the *proc. transversi ventrales* begin on the 29-th vertebra. Therefore we may call this type of the pelvis *forward transposed*. (The pelvis 2, page 89).

The third type is characterized by the presence of five dorsosacral vertebrae (21 — 25-th), the two last of which (24-th and 25-th) have the broad *proc. transv. ventrales* (p 1-p2). The next *process. transv. ventrales* we find only on the 31-th vertebra. The *acetabulum* lies on the level of 31-th vertebra or between 30 — 31-th vertebrae. In consequence this type is to be called a *transposed backwards one*; it is the com-

monest type among the big races of fowl (the pelvis 4 on the table of p. 89). The peculiarities of these types are to be seen on the table of the page 89.

At the first examination of series of the chickens was used the graphical method and the differences of the structure of the pelvis were divided into seven classes, the characteristics of which are shown on the table of the page 91.

The graphics show very clearly the hereditary nature of the position of the pelvis. Fig. a concerns series of Bantam — fowl, which do not in any cases show the transposition of the pelvis backwards. Fig. b on the contrary is an illustration of the series without the transposition of the pelvis forwards. Fig. c. represents the graphic of the series of hybrids, by which one of the parents had a transposition of the pelvis backwards and the other — forwards. These graphics have three typical *modas*.

The genetical analysis has established three pairs of factors:

A — factor stimulating the removal of the pelvis *forwards*.

a — his allelomorph.

B — factor stimulating the removal of the pelvis *backwards*.

b — his allelomorph.

c — factor intensifying the removal of the pelvis forwards by the Bantam-races. In others types of fowl his allelomorph C is homozygous.

The simultaneous presence of factors A and B realizes the normal structure of the pelvis.

This scheme is not yet definitive and it is very probable, that the inheritance of this character may be more complicated. The analysis is very difficult, the structure of the pelvis becoming known only after the death of birds.

The inheritance of the size of erithrocytes.

A. S. SEREBROVSKY.

The measuring of the length of the erithrocytes had shown that the Orloffs cocks № 708 and F₁ Brahma-Wyandottes cocks № 1210 and about 50% of their offspring has very small red

blood-cells (see pag. 95). In this case of inheritance we have to deal with a segregation probably of an monohybridical type.

The inheritance of the contents of the catalasa in the fowl.

NINA G. SAVITSCH.

The present report is one of a series of works undertaken by N. K. Koltzoff for the study of the hereditary chemical properties of the blood being carried out under the immediate direction of N. K. Koltzoff.

The contents of catalasa in the blood were investigated on 200 hens and 30 turkeys using the methods of A. N. Bach. In studying the index of the catalasa the followig phenomenon was established. The index of the catalasa in hens varies from 0,1 to 1,8. Index of the catalasa proper to different specimen (during their whole life) remains unchanged varying only in accordance with seasonable variations and more strongly owing to certain pathological changes. In view of this fact it is possible to establish 3 different groups shown by the distribution-curve of the index of the catalasa.

The limits of variation of the 1-t group are from 0,1 — 0,7; 2-d group — from 0,5 — 1,3 and 3-d group from 1,1 — 1,5. Here we have to do with transgressive variations, the 3-d group especially resembling the 2-d. It is an established fact that certain breeds of hens belong to the 1 group, i. e. those with slow and luxurious feathering, heavy ones, whereas hens quickly feathering belong to the 2-d group. These groups are inherited. The 1 group crossed with the first group gives the 1-t group. The second group crossed with the second gives usually the 2-d group. The genetical contents of each group have not yet been found out. But it appears that we have to deal here with an intermediate inheritance. In families where both parents belong to the 2-d group, their descendents chickens belong sometimes to the 1-t, and 2-d, and 3-d groups.

Genetics of the growth and size.

M. R. SOKOLOV.

The growth and size of chickens depends on a great number of external and internal factors, and it is impossible to analyze their genetics before the map of chromosomes is worked out.

Studies on the genetics of the egg and egg laying.

R. and A. SEREBROVSKY.

The importance of the genetics of the egg is defined from two points of view. Firstly the egg is the principal product of poultry breeding and therefore its elements as size, transportative qualities etc. are of great economical value. Besides, after a four years work the Station came to the conclusion that the health of a chick depends on the nature of the egg it is hatched from. Thus the value of the properties of an egg for the strength and health of a breed is clear. We are not yet sure what these properties might be, but we may think a priori that a serious consideration must be given to the size, shape and nature of the egg, its shell and its weight. It is necessary to express these separate values in numbers, which must serve as a criterion accepted in estimating hens by their hatching capacities.

Weight of the egg. On table 1 a distributing curve of the weight of all registered (in 1922) eggs is given. Judging by it, it is evident that the smallest normal egg weighs 25 gr. and the largest exceeds 90 gr. The average weight is about 55 gr. The weight of the eggs of each single hen undergoes a considerable fluctuation. For instance by the best hen in respect to the number of eggs laid (by the № 2306 hen of the Indo - Orloff breed) the largest normal eggs reach the weight of 64.5 gr., the smallest — 41 gr. The average weight, however, 57.8 is near to the average weight. Out of all the factors affecting the weight of an egg it is necessary to point out the following ones.

Season changes. In table 4 the weight of an egg is counted for each separate month. It is evident that during summer months June-July the average weight for eggs is lower. Table 5 shows the graphical changes of the weight of eggs belonging to 56 different hens. The two curves suggest following conclusions about the changes in the weight of eggs. These changes are connected not only with external, but also with internal physiological conditions of the hen, with its health, period of hatching etc. If the hen begins to lay eggs early, before April 1, we shall have two risings on the curve, in May and August. However hens with a late egg laying give a decrease of weight in July and an increase in August. The decrease in the weight is chiefly noticed in eggs of hens kept shut up in a pen.

The weight of eggs and the age of hens.

The changes in the weight of eggs during the first and second years of laying (1921 and 1922) are given in table 8. The average weight of the egg laid during the first year is 51.3 gr. and during the second — 55.7 gr. The general increase in the weight of the egg during the second year of the life of a hen becomes evident. To remove the influence due to changes in external conditions of different years, hens of 1921 only were compared. They were divided into two categories — 1 year old and 2 years old and the average weight was calculated for both categories. The average weight of eggs laid by a one year old hen is 53.3 gr. and an egg from a two years old hen 54.6 gr. i. e. it increased 1.02 times. In the above mentioned case (1921 — 1922) it increased 1.09 time.

Which weight of eggs is to be considered as the most typical for a hen?

The coefficient of correlation for the average weight of the first 10 eggs of second year by sisters from the same father and mother was + 0.85, whereas the coefficient of correlation for the average weight of eggs laid during the year was for the same hen + 0.42. This means: 1. As to the typical average weight of eggs of a given hen it is more correct from a genetical point of view to take the average weight of the 10 first eggs but not the average weight of the whole amount of laid eggs. 2. The average weight of the ten first eggs is higher than the average weight of eggs in general. 3. The average weight of eggs depends on the number of eggs laid showing but a low negative correlation.

Weight of eggs as a matter of heredity.

This question has been worked out in one case of experiments with crossings of the Pavloff breed with Bantams. Thus an intermediate inheritance was obtained i. e. in F_1 we got eggs with the average weight of 43 gr. while the average weight of a Pavloff egg is 50 and that of a Bantam — 36. The back-cross with a Pavloff cock gives again eggs of an intermediate weight as chicks were hatched out of eggs of intermediate weight. Theoretical considerations however show that in the heredity of egg-weight even monohybrid crossings can present a picture of a dihybrid crossing and an intermediate dominance.

Shape of the egg.

All eggs laid by hens have been measured to define their shape. Each egg was measured in three ways: A. — Length. B. — Diameter of the egg at the distance of 13.5 m. from the broad end. C. — Diameter of the egg at the distance of 13.5 m. from the pointed end.

These three measurements enable us to give characteristics of the shape of the egg in the following way:

$\frac{B}{C}$ shows the egg-shape; $\frac{2A}{B+C}$ — the oblongness of the egg.

Based on a series of calculations of correlation among different measures of eggs it is possible to draw a picture of the influence under which the egg is placed during the period of the formation. The principal factor is probably the pressure on the egg from the sides of the oviduct. A strong pressure gives the egg an oblong shape and a slight one a short, ballshaped. At the same time, the advancing egg undergoes pressure from behind. The shape of the egg is defined also by this pressure. No separate pressure on this or that end is noticeable by which a negative correlation between measures B and C could have arisen notwithstanding the absence of the influence of length and width and it is very probable that this pressure does not exist. It is probable that the index of the oblong-shape reflects chiefly the width of the lumen of the oviduct and the index of egg-shape shows the strength with which the egg is pushed out by the oviduct. A narrow but feeble oviduct produces a long but ellipsoidal egg, a narrow and energetic oviduct gives a long and egg-shaped egg, a wide, but feeble oviduct gives a short but ellipsoidal egg, and finally a wide and energetic oviduct gives a short and egg shaped egg.

Heredity of the shape of the egg.

Statistical comparison of sisters, mothers and daughters shows that no presence of parental correlation has been found for the coefficient of egg shape, so if there is hereditary difference it disappears behind individual fluctuations. The index of oblongness on the contrary finds such a correlation. But judging by the importance of the size (see table 10) in the definition of the oblongness of the egg, it is possible to suppose that parental correlation of the index depends on the hereditary difference in weight. Firstly it is necessary to work out the genetics of the size of the egg and only after that to take up its shape.

The colouring of eggs. Three types of egg-colour are to be considered.

1) Pale coloured with *truklade*-gene only; 2) Brown-colored with both *truklade* and *truklage*-genes, intensifier, in which presence the pale colouring converts into brown as by the Plymouth-Rock breed; 3) White eggs, with inhibitor (*truklake*) in which presence the white colour of the eggs is obtained. Some hens (Indian Game, Orloff, Faverolles) with pale eggs, crossed with Orloff cocks gave daughters also with pale eggs; these same hens crossed with Pavloff cocks gave daughters laying pure white eggs. These data we have got indicates that the white colour of the egg is probably slightly linked with black-coloured feathering. The Pavloff cock carries both genes: black plumage (*tifa*) and white coloured eggs (*truklake*). We succeeded in observing the hereditary brown colouring of eggs through three generations. A fourth gene (*truklama*) is to be noticed which is a white film on eggs.

Incubative properties of eggs.

The Pavloff breed possesses a certain «letal» gene which makes their descendants lack vitality or practically so.

The letal element does not exist in the chicks themselves but in the unfavourable conditions of the oviduct of the mother. What these conditions are we do not know, but we can only note the great inclination for drying up in the eggs of the Pavloff breed. This pernicious property is decidedly dominant in various crosses of the Pavloff breed (Pavloff \times Indian Games, Pavloff \times Faverolles, Pavloff \times Orloff, and others).

Egg laying.

Fig. 4 shows summed up data about the yearly egg laying. The curve is based on daily records of the number of eggs laid, grouped in periods of 5 days. In the middle of February the curve reaches a definite maximum which is followed in the end of February by a decided minimum. Here we probably have to deal with the winter egg laying capacity, which has been noticed by other investigators too (Pearl, Goodale) as a period of egg laying expiring

about the 1-st of March. Beginning with March 1 the curve rises considerably and towards the middle of May gives the annual maximum. It is followed by a fall after which between May and June comes the third maximum. After the third maximum begins a regular fall which lasts until the middle of July and then between July and August begins the fourth maximum, after which the curve gradually falls to the absciss. Fig. 5 gives the annual process of egg laying, compared to the changes in t° and the barometrical pressure. The curve of egg-laying reveals the utmost parallelism with the curve of the maximum of t° in the sun and with the curve of barometrical pressure. Taking for the basis the aspect of the curve, we come to the following conclusion. The existence of the February maximum, of two spring maximums and one August maximum has probably a physiological foundation. But the moments of the rises, if considered in details, however are largely due to conditions of the weather at the time of these physiological rises; that is why from year to year the maximum can easily be shifted in respect of time. The height of the maximum must be also largely depending on the weather.

Yearly egg laying of hens of different age.

Fig. 6. shows the yearly process of egg laying of 48 poullets and 34 two years old hens in 1922 r. The general yearly curve of the egg laying of the poullets is in an astonishing way the same curve as that of 2 years old hens.

The intensiveness of egg-laying.

In fig. 7 a comparison is given between the yearly process of the laying in 1920 and the process of intensiveness, obtained by dividing the number of eggs laid during a period of 5 days by the number of hens having laid these eggs. The table shows that the variation in the number of eggs does not depend on the variation in intensiveness of egg laying but on the number of laying hens. Under the influence of interior and exterior stimulus the hen either does not lay eggs at all, or lays them with a definite intensiveness. The law being «everything or nothing».

Heredity of egg laying.

The authors are interested in the question of the presence of Pearls L_2 in the Pavloff breed and preliminary material are brought forward showing that «silvery» (*tuge*) hens possess a higher record of egg laying, than «golden» ones (*atuge*) and it is probable that there exists in the chromosome in the vicinity of the *tuge*-gene an intensifier of egg laying. Investigations have been continued. Out of separate elements of the egg laying there has been marked on in one stock a hereditary character of early egg laying, which is not sex-linked.

Библиография.

а) Генетика курицы.

1. Barfurth, D. 1908. — Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 1. Mitteilung. Der Einfluss der Mutter. — Arch. f. Entw. d. Org. 26.
2. Barfurth, D. 1909. — II Mitteilung. Der Einfluss des Vaters. — Arch. f. Entw. 26.
3. Barfurth, D. 1911. — III Mitteilung. Kontrollversuche und Versuche am Landhuhn. — Arch. f. Entw. 31.
4. Barfurth, D. 1911. — IV Mitteilung. Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie. — Arch. f. Entw. 33.
5. Barrows, H. R. 1914. — The Histological Basis of the different shank Colours in the Domestic Fowl. — Ann. Rep. Maine Agr. Exp. Stat.

6. Bateson, W. 1902. — Experiments with Poultry. — Rep. to the Evolution Committee of the Royal Society, 1.
7. Bateson, W. 1910. — Mendel's Principles of Heredity — немецкий перевод.
8. Bateson, W. and Punnett, R. C. 1905. Experimental Studies in the physiology of Heredity. Poultry. Rep. to the Evol. Com. 2.
9. Bateson, W. and Punnett, R. C. 1905. — A suggestion as to the Nature of the «Walnut» Comb in Fowls. Proc. Cambr. Philosoph. Soc. 13.
10. Bateson, W. and Punnett R. C. 1906. — Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Poultry. — Rep. to the Evol. Com. 3.
11. Bateson, W. and Punnett, R. C. — 1908. — Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Poultry. Rep. to the Evol. Com. 4.

12. Bateson, W. and Punnett, R. C. 1911. — The Inheritance of the Peculiar Pigmentation of the Silky Fowl. — *Journ. of Genetics*, 1.
13. Baur, E. 1922. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, — Berlin, 5—6 Aufl.
14. Benjamin, E. W. 1920. — A study of Selections for the Size, Shape, and Colour of Hen's Eggs. — Mem. 31. Cornell University Agric. Experim. Station.
15. Blakeslee, A. F., Harris, J. A., Warner, D. E., and Kirkpatrick, W. F. 1917. — Pigmentation and other Criteria for the Selection of Laying Hens. Bull. 92. Storrs' Agricultural Exper. Stat.
16. Bond, C. J. 1913. — Some Points of Genetic Interest in Regeneration of the testis after Experimental Orchestomy in Birds. — *Journ. of Genetics*, 3.
17. Bond, C. J. 1920. — On the Left-sided Incidence of the Supernumerary Digit in Heterodactylous Fowls. *J. of Genetics*, 10.
18. Bonhote, J. L. 1914. — Preliminary Notes on the Heredity of Certain Characters in a cross between Silky and Yokohama Fowl. — *Cairo Scientific Journal*, 8.
19. Boring, A. M. 1912. — The Interstitial Cells and the supposed Internal Secretion of the Chicken testis. — *Biol. Bull.* 23.
- 19-a. Boring, Alice. — 1924. — Notes by N. M. Stevens on chromosomes of the domestic chicken. *Science*, № 1491, № S. V. VIII.
20. Boring, A. M. and Pearl, R. 1917. — Sex Studies. — *Anatomical Record*, 13.
- 20a. Boring, A. M., and Pearl, R. — 1914. — The odd chromosomes in the spermatogenesis of the domestic chicken. — *Journ. Exp. Zool.* 16.
21. Boring, A. M. and Pearl, R. 1918. — Sex Studies, XI. Hermaphrodite Birds. — *Journ. Exp. Zool.* 25.
22. Castello Carreras, S. 1921. — Account of a New South American Breed. — *Transactions of the First World's Poultry Congress — Hague-Scheveningen*, vol. 1
23. Chamberlain, B. H. 1900. — Note on a long-tailed breed of fowls in Tosa — *Trans. Asiatic Soc. Japan*, 27.
24. Cole, L. J. and Lippincott, W. A. 1919. — The Relation of Plumage to Ovarian Condition in a Barred Plymouth Rock Pullet — *Biol. Bull.* 36.
25. Cunningham, J. T. 1912. — Mendelian Experiment on Fowl. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*
26. Cunningham, J. T. 1919. — Results of a Mendelian Experiment on Fowl, including the Production of a Pile Breed. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*
27. Curtis, M. R. 1912. — A Biometrical Study of Egg Production in the Domestic Fowl. IV. Factors influencing the Size, Shape, and Physical Constitution of Eggs — *Arch. f. Entw.* 39.
28. Curtis, M. R. 1914. — Factors influencing the Size, Shape and Physical Constitution of the Egg of the Domestic Fowl — *Bull. № 228. Maine Agr. Exp. Stat.*
29. Curtis, M. R. 1914. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. VI. Double — and Triple-Yolked Eggs. — *Biol. Bull.* 26.
30. Curtis, M. R. 1915. — Relation of Simultaneous Ovulation to the Production of Double-Yolked Eggs — *Journ. Agr. Res.* 3.
31. Curtis, M. R. and Pearl, R. 1915. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. X. Further Data on Somatic and Genetic Sterility — *Journ. Exp. Zool.* 19.
32. Curtis, M. R. 1915. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XII. On an Abnormality of the Oviduct and its Effect upon Reproduction — *Biol. Bull.* 28.
33. Curtis, M. R. 1916. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XVI. Double Eggs — *Biol. Bull.* 31.
34. Danforth, C. H. 1919. — The Developmental Relations of Brachydactyly in the Domestic Fowl — *Amer. Journ. Anat.* 25.
35. Danforth, C. H. 1919. — An Hereditary Complex in the Domestic Fowl — *Genetics*, 4.
36. Дарвин, Ч. — Домашние животные и возделываемые растения.
37. Davenport, C. B. 1916. — Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Institution of Washington, № 52.
38. Davenport, C. B. 1909. — Inheritance of Characteristics in Domestic Fowl — Publ. Carnegie Inst. № 121.
39. Davenport, C. B. 1911. — Another Case of Sex-limited Heredity in Poultry — *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 9.
40. Davenport, C. B. 1911. — The Transplantation of Ovaries in Chickens — *Journ. of Morphology*, 22.
41. Davenport, C. B. 1912. — Sex-limited Inheritance in Poultry — *Journ. Experim. Zoology*, 13.
42. Davenport, C. B. 1914. — The Bare Necks. *Journ. of Heredity*.
43. Дьяков, М. И. 1911. — Первый конкурс яйценоскости при Зоотехнической лаборатории Харьковского земледельческого училища — «Животноводство», №№ 2, 5, 9, 10, 11, 12.
44. Дьяков, М. И. 1911. — Влияние температуры на носкость кур. — «Животноводство», № 8, 70 — 79.
45. Dunn, L. C. 1922. — Inheritance of Plumage Colour in Crosses of Buff and Columbian Fowls. — *American Naturalist*, 56.
46. Frateur, J. L. 1914. — Contribution a l'étude du barrage de la plume chez la volaille. — *Bull. № 14. Inst. de Zootechnie de Louvain*.
47. Ghigi, A. 1914. — Sulla eredita dell'ernia cerebrale dei polli in correlazione ad altri caratteri — *Archiv. Zool. Ital.* 8.
48. Ghigi, A. 1916. — Ricerche sull'incrocamento del Gallus sonnerati con polli domestici — *Mem. R. Accad. Sc. Bologna. — Serie VII, tom. 3*.
49. Ghigi, A. 1922. — L'Hybridisme dans la genèse des races domestiques d'oiseaux. — *Genetica*, 4.
50. Ghigi, A. 1922. — Ulteriori osservazioni sulla pentadattila dei Polli — *Rev. d. sess. R. Accad. Scienze dell'Istituto di Bologna*.
51. Ghigi, A. 1923. — Osservazioni sull'eredita ne pollame compiute nell'anno 1922 — *Rivista di Biologia*.
52. Goodale, H. D. 1909. — Sex and its Relation to the Barring Factor in Poultry. — *Science*, 29.
53. Goodale, H. D. 1910. — Breeding Experiments in Poultry. — *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 7.
54. Goodale, H. D. 1913. — Castration in Relation to the Secondary sexual Characters of Brown Leghorns. — *Amer. Naturalist*, 47.
55. Goodale, H. D. 1916. — Gonadectomy in Relation to the Secondary Sexual Characters of some Domestic Birds. — *Publ. Carnegie Inst. of Washington*, № 243.
56. Goodale, H. D. 1916. — Further Developments in Ovariectomized Fowl. — *Biological Bulletin*, 30.
57. Goodale, H. D. 1916. — Note on the Behaviour of Capons when Brooding Chicks. — *Journ. of Animal Behaviour*, 6.
60. Goodale, H. D. 1917. — Crossing-over in the Sex Chromosome of the Male Fowl. — *Science*, № 5. 46, p. 213.
61. Goodale, H. D. 1918. — Winter Cycle of Egg Production in the Rhode Island Red Breed of the Domestic Fowl. — *Journ. of Agricult. Research*, 12.
62. Goodale, H. D. — 1918. — Feminised Male Birds. — *Genetics*, 3.
63. Goodale, H. D. 1918. — Internal Factors influencing Egg Production in the Rhode Island Red Breed of Domestic Fowl. — *American Naturalist*, 52.
65. Goodale, H. D. 1919. — Interstitial Cells in the Gonads of Domestic Fowl. — *Anatomical Record*, 16.
66. Goodale, H. D. and Macmillen, G. 1919. — The Bearing of Ratios on Theorie of the Inheritance of Winter Egg Production. — *Journ. Exp. Zool.* 28.
67. Goodale, H. D. Sanborn, R. and White, D. 1920. — Broodiness in Domestic Fowl. Data concerning its Inheritance in the Rhode Island Red Breed. *Bull. № 199. Massachusetts Agricult. Experim. Station*.

68. Guthrie, C. C. 1908. — Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. — *Journ. Exp. Zool.* 5.
69. Guyer, M. F. 1909. — The spermatogenesis of the domestic chicken. — *Anat. Anz. Bd.* 24. 573 — 580.
70. Guyer, M. F. 1909. — Atavism in guinea-chicken hybrids. — *The J. of Exp. Zool. Bb.* 8. 723 — 745.
71. Guyer, M. F. 1909. — La livrée du plumage chez les hybrides de pintade et de la poule. — *Bull. du Museum d'histoire naturelle*, 1.
72. Guyer, M. F. 1916. — Studies on the Chromosomes of the Common Fowl as seen in Testes and in Embryos. *Biol. Bull.* 31.
73. Hadley, P. B. 1913. — Studies on Inheritance in Poultry. I. The Constitution of the White Leghorn Breed. — *Bull.* 155. *Agric. Exp. Stat. Rhode Island State College.*
74. Hadley, P. B. 1914. — Studies on Inheritance in Poultry. II. The Factor for Black Pigmentation in the White Leghorn Breed. — *Bull.* 161. *Agric. Exp. Stat. Rhode Island State College.*
75. Hadley, P. B. 1915. — The White Leghorn. — *Journ. of Heredity*, 6.
76. Hagedoorn, A. L. 1909. — Mendelian Inheritance of Sex. — *Arch. f. Entwickl. d. Org.* 28.
77. Hagedoorn, A. L. and Hagedoorn, A. C. 1914. — Studies on Variation and Selection. — *Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb.* 11.
78. Hagedoorn, A. L. and Hagedoorn, A. C. 1921. — The Relative Value of the Processes causing Evolution. — *The Hague.*
79. Haldane, I. B. S. 1921. — Linkage in Poultry. — *Science.* 54. p. 663.
80. Haldane, I. B. S. 1922. — Sex ratio and unisexual Sterility in hybrid Animals. — *Journ. of. Genetics*, 12.
81. Harris, J. A., Blakeslee, A. F., Warner, D. E. and Kirkpatrick, W. F. — 1917. The correlation between Body Pigmentation and Egg Production in the Domestic Fowl. — *Genetics*, 2. 36 — 77.
82. Harris, J. A., Blakeslee, A. F. and Warner, D. E. 1917. — Body pigmentation and Egg production in the fowl. — *Proc. Nation. Acad. Sci.* 3. 237 — 241.
83. Harris, I. A., Blakeslee, A. F. and Kirkpatrick, W. F., 1917. — Interperiodic correlation in the egg production of the domestic fowl. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* 3.
84. Harris, I. A., Blakeslee, A. F. and Kirkpatrick, W. F., 1918. — The correlation between Egg Production during various periods of the year in the Domestic Fowl. — *Genetics*, 3. 27 — 72.
85. Harris, I. A., Kirkpatrick, W. m. F., Blakeslee, A. F., Warner, D. E. and Card, L. E. 1921. — The egg records of limited periods as criteria for predicting the egg-production of the White Leghorn fowl — *Genetics*, 6. 265 — 309.
86. Hartmann, C. G. and Hamilton, W. F. 1922. — A case of True Hermaphroditism in the Fowl, with Remarks upon Secondary Sex Characters. — *Journ. Exp. Zool.* 36.
87. Holdfleiss, P. 1911. — Versuche über Xenienbildung und Vererbungsgesetze bei der Kreuzung von Hühnern. — *Ber. Phys. Lab. u. Versuchsanst. Landwirt. Inst. d. Univers. Halle.*
88. Houwink, P. 1913. — Experiences pratiquées pour obtenir des variétés fixes et durables dans les races de volailles rustiques et dans les races italiennes importées. *Comptes rendus et rapports IV Conf. Internal. de Genetique*, Paris. 1911.
89. Hurat, C. C. 1905. — Experiments with Poultry. Reports to the Evolut. Com. of the Royal Soc. 2.
90. Hurst, C. C. 1920. — The Genetics of Egg Production in White Leghorns and White Wyandottes, and his Application to Poultry Breeding. — *Trans. of the First World's Poultry Congress. Hague -Scheveningen*, vol. 1.
91. Jones, A. L. 1914. — The Production of the English Type Cold Campine. — *The Campine Club Year Book.*
92. Jones, S. V. H. 1921. — Inheritance of Silkness in Fowls. — *Journ. of Heredity*, 12.
93. Kooiman, H. N. 1918. — Over de beteekenis van het Kruiven van individuen behoored tot verschillende tinne'sche soorten, voor het onstaan on zer huisdieren — *Ardea.*
94. Lefevre, G. 1916. — Sex-linked Inheritance in Poultry. — *Anat. Record*, 11.
95. Lippincott, W. A. 1918. — The Case of the Blue Andalusian — *Amer. Nat.* 52.
96. Lippincott, W. A. 1919. — The Breed in Poultry and Pure Breeding. — *Journ. Hered.* 10.
97. Lippincott, W. A. 1920. — Improving Mongrel Farm Flocks through Selected Standard Bred Cockerels *Bull.* 223. *Kansas State Agr. Coll.*
98. Lippincott, W. A. 1920. — Note on the «Pelvic Wing» in Poultry. — *Amer. Natur.* 54.
99. Lippincott, W. A. 1920. — A Hen which changed Colour. — *Journ. of Heredity*, 11.
100. Lippincott, W. A. 1921. — Further Data on the Inheritance of Blue in Poultry. — *Amer. Nat.* 55.
101. Lotsy, I. P. 1920. — Over Gallus Temminchii G. R. Gray en over de eikleur der wilde hoenderlinneonten *Genetica*, 2.
102. Lotsy, I. P. and Kuiper, K. 192 — A Preliminary Statement of the Results of Mr. Houwink's Experiments concerning the Origin of some Domestic Animals. — *Genetica*, 4.
103. Morgan, T. H. and Goodale, N. D. 1912. — Sex-linked inheritance in Poultry. — *Ann. New-York Acad. Sc.* 22.
104. Morgan, T. H. 1915. — Demonstration of the Appearance after Castration of Cock-feathering in a Hen-feathered Cockerel. — *Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med.* 13.
105. Morgan, T. H. 1917. — The Theory of the Gene. — *Amer. Nat.*
106. Morgan, T. H. 1919. — The Genetic and the Operative Evidence relating to Secondary Sexual Characters. — *Publ. Carnegie Instit. of Washington*, № 285.
107. Morgan, T. H. 1920. — The Endocrine Secretion of Hen-feathered Fowl. — *Endocrinology*, 4.
108. Nabours. — 1916/1917. — Studies of inheritance and evolution in Orthoptera. I — III, *Journ. of Genet.* 3 and. 7.
109. Pearl, R. and Surface, F. M. 1909. A Biometrical Study of Egg Production in the Domestic Fowl. I. Variation in Annual Egg Production. *Bull.* 110 *Bureau of Animal Industry U. S. Dept. of Agriculture.*
110. Pearl, R. and Surface, F. M. 1909. — Data on the Inheritance of Fecundity obtained from the Records of Egg Production of the Daughters of «200 — egg» Hens. — *Bull.* 166. *Maine Agr. Exp. Stat.*
111. Pearl, R. and Surface, F. M. 1909. — Data on certain Factors influencing the Fertility and Hatching of Eggs. — *Bull.* 168. *Maine Agr. Exp. Stat.*
112. Pearl, R. and Curtis, M. R. 1909. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. III. A case of incomplete Hermaphroditism. — *Biol. Biol. Bull.* 17.
113. Pearl, R. 1910. — Inheritance of Hatching Quality of Eggs in Poultry. — *Americ. Breeders Magazine*, 1.
114. Pearl, R. and Surface, F. M. 1910. — Studies on Hybrid Poultry. — *Ann. Rep. Maine Agr. Exp. Stat.* 84 — 116.
115. Pearl, R. and Surface, F. 1910. — Inheritance of the Barred Colour Pattern in Poultry. — *Arch. f. Entw.* 30. 45 — 61.
116. Pearl, R. 1910. — Further Data, regarding the Sex-limited Inheritance of the Barred Colour Pattern in Poultry. — *Science*, 32. 870.
117. Pearl, R. 1911. — Inheritance in Blood Lines in Breeding Animals for Performance with Special Reference to the 200 — Egg Hen. — *Ann. Report. Amer. Breeders. Ass.*, 6. 317 — 326.
118. Pearl, R. 1911. — Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl. — *Amer. Nat.*, 45. 321 — 345.
119. Pearl, R. and Surface, F. M. 1911. — A Biometrical Study of Egg Production in the Domestic

Fowl. II. Seasonal Distribution of Egg Production in the Domestic Fowl. II. Seasonal Distribution of Egg Production. Bull. 110. Bureau of Animal Industry, U.S. Dept. of Agr.

120. Pearl, R. 1911. — Data on the relat. conspicuousness of barred and selfcoloured fowls. — Amer. Nat. 45. 101 — 117.

121. Pearl, R. and Curtis, M. R. 1912. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. V. Data regarding the Physiology of the Oviduct. — Journ. Exp. Zool. 12.

122. Pearl, R. 1912. — Notes on the History of Barred Breeds of Poultry. — Biol. Bull. 22.

123. Pearl, R. 1912. — The Mode of Inheritance of Fecundity the Domestic Fowl. — Journ. of Exp. Zool. 13. S.

124. Pearl, R. 1914. — Improving Egg Production by Breeding. — Bull. № 231. Maine Agr. Exp. Stat.

125. Pearl, R. and Boring, A. M. 1914. — Some Physiological Observations regarding Plumage Patterns. — Science. 34.

126. Pearl, R. 1914. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. VII. Data regarding the Brooding Instinct in its Relation to Egg Production — Journ. of Animal Behaviour, 4.

127. Pearl, R. and Curtis, M. R. 1914. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. VIII. On some Physiological Effects of Ligation, Section or Removal of the Oviduct. — Journ. Exp. Zool. 17.

128. Pearl, R. and Surface, F. M. 1914. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. IX. On the Effect of Corpus Luteum Substance upon Ovulation in the Fowl. — Journ. Biol. Chem. 19.

129. Pearl, R. and Surface, F. M. 1914. — A Biometrical Study of Egg Production in the characters of the Egg. — Bull. 110. Bureau of Animal Industry, U. S. Dept. of Agr.

130. Pearl, R. and Surface, F. M. 1915. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XIII. On the Failure of Extract of Pituitary Body (Anterior Lobe) to activate the Resting Ovary. — Journ. Biol. Chem. 21.

131. Pearl, R. 1915. — Mendelian Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl, and Average Flock Production. Americ. Nat. 49.

132. Pearl, R. 1915. — Seventeen Years Selection of a Character showing sex-linked Mendelian Inheritance. — Amer. Nat. 49.

133. Pearl, R. 1915. — Measurement of the Winter Cycle in the Egg Production of Domestic Fowl. — Journ. Agr. Res. 5.

134. Pearl, R. 1916. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XIV. The Effect of Feeding Pituitary Substance and Corpus Luteum Substance on Egg Production and Growth. — Journ. Biol. Chem. 24.

135. Pearl, R. 1916. — Some Effects of the Continued Administration of Alcohol to the Domestic Fowl, with special Reference to the Progeny. — Proc. Nat. Acad. Sc. 2.

136. Pearl, R. and Curtis, M. R. 1916. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XV. Dwarf Eggs. — Journ. Agr. Res. 6.

137. Pearl, R. 1916. — On the Effect of Continued Administration of Certain Poisons to the Domestic Fowl, with special Reference to the Progeny. — Proc. Am. Phil. Soc. 55.

138. Pearl, R. 1916. — Fecundity in the Domestic Fowl and the Selection Problem. — Americ. Nat. 50.

139. Pearl, R. 1917. — The Sex Ratio in the Domestic Fowl. — Proc. Am. Phil. Soc. 56.

140. Pearl, R. 1917. — Studies on the Physiology of Reproduction in the Domestic Fowl. XVII. The Influence of Age upon Reproductive Ability, with a Description of a New Reproductive Index. — Genetics. 2.

141. Pearl, R. 1917. — The Experimental Modification of Germ-cells. I. General Plan of Experiments with Ethyl Alcohol and certain related Substances. Journ. Exp. Zool. 22.

142. Pearl, R. 1917. — The experimental Modification of Germ-cells. II. The Effect upon the Domestic Fowl of the dialy Inhalation of Ethyl Alcohol and certain related Substances. — Journ. Exp. Zool. 22.

143. Pearl, R. 1917. — The Experimental Modification of Germ-cells. III. The Effect of Parental Alcoholism, and certain other drug Intoxications, upon the Progeny. — Journ. Exp. Zool. 22.

144. Pearl, R. and Boring, A. M. 1918. — Sex Studies. X. The Corpus Luteum in the Ovary of the Domestic Fowl. — Amer. Journ. Anat. 23.

145. Pease, M. S. 1922. — Note on Professor T. H. Morgan's Theory of Hen-feathering in Cocks. — Proc. Camb. Phil. Soc. 21.

146. Pezard, A. 1918. — Le Conditionnement physiologique des caracteres sexuels secondaires chez les oiseaux. Bull. Biol. de la France et de la Belg. 52.

147. Pezard, A. 1921. — Modifications periodiques on definitives des caracteres sexuels secondaires et du comportement chez les gallinacées. — Ann. des Sc. Nat. Zool. 5.

148. Poll, H. 1910. — Mischlingsstudien. IV. Keimzellenbildung bei Mischlingen. — Verh. der Anat. Ges. 2.. Internat. Kongr. in Brüssel. Ergänzungsheft zum Anat. Anz. Bd. 37, 32 — 57.

149. Poll, H. 1911. — Mischlingsstudien. VI. Eiersstock und Ei bei fruchtbaren und unfruchtbaren Mischlingen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 78. Abt. 2, s. 63 — 127.

150. Poll, H. 1912. — Mischlingsstudien. VII. Mischlinge von Phasianus und Gallus. — Sitz.-Ber. der Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. 38. 864 — 883.

151. Poll, H. 1920. — Mischlingsstudien. VIII. Pfau mischlinge, nebst einem Beitrag zur Kern-Erbträger-Lehre. Festschrift für Oskar Hertwig. — Arch. f. mikr. Anatomie, Bb. 94. 365 — 458.

152. Poll, H. 1921. — Das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Vogelmischlingen — Journ. für Ornithologie, Oktober.

153. Punnett, R. C. and Bailey, P. G. 1914. — On Inheritance of Weight in Poultry. — Journ. of Genetics, 4.

154. Punnett, R. C. and Bailey, P. G. 1918. — Genetic Studies in Poultry. I. Inheritance of Leg — feathering. — Journ. of Genetics, 7.

155. Punnett, R. C. 1919. — The early Elimination of Surplus Cockerels. — Journ. Board Agric. 25.

156. Punnett, R. C. 1919. — Mendelism, 5-th ed. — Русский перевод в издании «Биос»: Пеннетт «Менделизм» 1912.

157. Punnett, R. C. and Bailey, P. G. 1920. — Genetic Studies in Poultry. II. Inheritance of Egg-colour and Broodiness. Journ. of Genetics. 10.

158. Punnett, R. C. and Bailey, P. G. 1921. — Genetic Studies in Poultry. III. Hen-feathered Cocks. — Journ. of Genetics, 11.

159. Punnett, R. and Pease, M. S. 1921. — Genetic Studies in Poultry. IV. On the Barred Plumage of certain Breeds. — Journal of Genetics. 11.

160. Punnett, R. C. 1921. — Mendelism, the Industry and the Fancy. Trans. of the First World's Poultry Congress. — Hague-Scheveningen, vol. 1.

161. Punnett, R. C. 1923. — Heredity in Poultry — Mc. Millan, London.

162. Серебровский, А. С. 1921. — Проект десятичной системы генетической символики. — Изв. Инст. Эксперим. Биологии, вып. 1, 98 — 106.

163. Serebrovsky, A. S. 1922. — Crossing-over involving three sex-linked genes in chickens. — Amer. Nat. 56, 571 — 572.

164. Schultze, W. 1922. — Arch. Entw. Mechan.

165. Spillman, W. J. 1908. — Spurious Allelomorphism. — Amer. Natur. 42.

166. Sturtevant, A. H. 1912. — An Experiment dealing with Sex-linkage in Fowls — Journ. of Exper. Zool. 12.

167. Terry, J. R. 1919. — A Wingless Wyandotte. — Journ. of Heredity, 10.

168. Thomas, J. H. 1907. — Hybridisation Experiments with the Ceylon Jungle Fowl. — Report. Sec. Nat. Poultry Conference, Reading.

168a. Thomsen, E. 1911. — Die Differenzierung des Geschlechts und die Verhältnis der Geschlechter beim Hühnchen. Arch. f. Entwicklunsm. d. Org. 3. H. S.

169. Tschermak, A. 1917. — Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagenschwächung oder Genastenie). Biologisches Zentralblatt, 37.

170. Vander Snickt, L. 1907. — The Economic Values of External Characters. — Report, Second Nat. Poultry Confer., Reading.

171. Wilson, I. 1915. — An Example of the Multiple Coupling of Mendelian Factors — Sr. Proc. Roy. Dublin Soc. 14.

172. Wright, S. Book of Poultry, by S. H. Lewer, London.

173. Завадовский, Б. М. 1923. — О влиянии кормления щитовидной железой на кур. — Зап. Университета им. Свердлова, т. 1.

174. Завадовский, М. М. 1922. — Полиразвитие его признаков. — Москва, Гос. Издат.

175. Schmidt, J. — 1922. — Diallel crossing with the domestic fowl. — Journ. of genetics, vol. 12, № 3, dec.

176. Lefevre, G. and Rucker, E. 1923. — The inheritance of spangling in poultry — Genetics, V. 8. № 4.

177. Hays, F. A. F. Sanborn, R. 1924. — The inheritance of fertility and hatchability in poultry. — Massachusetts Agr. Exp. Stat. Bull., № 6.

б) Разные.

Anderson, E. G. 1921. — The inheritance of Salmon silk color in Maize — Cornell University Agr. Exp. Stat. Mem. 48.

Bonhote, J. L. and Smalley, F. W. 1911. — On colour and Colour — pattern inheritance in pigeons — Proc. Zool. Soc. London, 601 — 619.

Cole, L. J. and Kelley, F. J. 1919. — Studies on inheritance in pigeons. III. Description and linkage relations of two sex-linked characters. — Genetics, 4. № 2.

Emerson, R. A. 1921. — The genetic relations of plant colors in Maize. — Cornell University Agr. Exp. Stat. Mem. 39.

Emerson, R. A. 1921. — Genetic evidence of aberrant chromosome behaviour in Maize endosperm — Americ. Journ. of Botany, 8, 411 — 424.

Goldschmidt, R. 1912. — Zeitsch. f. Inductive Abst. u. Vererb.

Haldane, I. B. S. 1919. — The combination of linkage values, and the calculation of distances between the loci of linked Factors. — Journ. of Genetics, 8. № 4.

Hutchinson, C. B. 1922. — The linkage of certain Aleurone and Endosperm Factors in Maize and heir relation to other linkage Groups. — Cornell University Agr. Exp. Stat., Mem. 60.

Кольцов, Н. К. 1922. — О наследственных химических свойствах крови. Успехи Экспер. Биологии. Том 1, вып. 3. 4.

Koltzoff, N. K. 1926. — Sulle proprietà chimiche ereditarie nel uomo e gli animali. Atti del primo congresso italiano di genetica e eugenica. Milano, 1924.

Lindstrom, E. W. 1918. — Chlorophyll inheritance in Maize. — Cornell University Agr. Exper. Stat. — Mem. 13.

Морган, Т. Г. — Структурные основы наследственности. — Москва, Госиздат, 1923.

Моллер, Г. 1923. — Результаты десятилетних генетических исследований с *Drosophila*. — Успехи Экспериментальной Биологии, Т. I, в. 3 — 4.

Payne, F. 1920. — Selection for high and low bristle number in the mutant strain «reduced». — Genetics, 5. 501 — 542.

Punnett, R. G. 1923. — Linkage in Sweet-pea (*Lathyrus odoratus*) — J. of Genetics.

Riddle, O. 1916. — Sex-control and known correlation in pigeons. — Amer. Nat. 50. 385 — 410.

Vavilov, N. I. 1922. — The law of homologous series in Variation — Journ. of Genetics, 12. № 1. 47 — 89.

Вавилов, Н. И. 1920. — Закон гомологичных рядов. — Труды Саратовского съезда.

Winge, O. 1922. — One-sided masculine and sex-linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. — Journ. of Genetics, 12. 145 — 162.

Об'яснение к таблицам.

Explanation of the plates.

Таблица 1-ая. Петух орловский алый; № 57. Наследственная формула:

Orloff, the male № 57. The genetical formula: Di-quo, fora, gidu₂, agoqua, rane, arano, arete; sudi₂, asuke, asuki, asukli, asule, asuli, asuma, asune, sunu₂, suque₂, suso₁, asusu, asusta, asusti, asuti; tedu₁, tefa₂, atifa, atine, atode, atodi, atofa, atofe, atuge, tule, atrage, trakla, atrale, trase₁, trasi₂, trate₂, atrudune, trufege₂, atrufele, truklade, atruklage, atruklake, atrule, trunu₂; awele, wene₁, weque₂; гены характерной формы головы и клюва и своеобразного оперения еще не выяснены.

Таблица 2-ая. Курица орловская, алая, № 3.

Orloff, the hen, № 3.

Таблица 3-ья. Курица орловская, ситцевая, № 173.

Spangled Orloff, the hen.

gidu, siso₂, sunu₁, tedu₂, trakla₁(?) atrase, wele₁, wene₂; остальное как у № 57.

Таблица 4-ая. Курица орловская, багряная.

Orloff, the hen „bagrianaia“.

Генетическое отличие от № 57 и 3 неясно; быть может atrakla.

Таблица 5-ая. Петух № 2302. F₁ от орловского алого ♂ № 57 × индийской бойцовой ♀ № 15 (см. табл. 1 и 7).

The cock № 2302 F₁ Orloff ♂ × Indian Game ♀ suli₁, suque₁, suso₁, tedu₁(?) trakla₁, trunu₁; в рецессивном состоянии имеются еще невыясненные гены индийской окраски; остальное как у отца.

Таблица 6-ая. Курица № 2301. Полная сестра предыдущего.

The hen № 2301, full-sister of foregoing, suso₂, tedu₂; остальное как у брата. Ясное доминирование плотного оперения индобоюцовой матери (suli-ген), но исчезновение материнского подковчатого рисунка (ср. таблицу 7), который в F₂ появился вновь.

Таблица 7-ая. Курица № 15, индийская бойцовая.

Indian Game, the hen № 15.

Для сравнения с орловскими алыми (№ 57 ♂ и № 3 ♀) и орловско × индийскими F₁ Орловцы отличаются от индобоюцовых главным образом заменой suli на asule, asuke на suque, atrakla на trakla, atrunu на trunu, awele на wene; подковчатый рисунок индобоюцовых рецессивнее окраса орловцев; также рецессивнее оказываются некоторые особенности скелета индобоюцовых по сравнению с орловцами (строение таза и др.); генетика этих отличий еще не разобрана окончательно.

Таблица 8-ая. Петух № 2344, F₁ от орловского алого ♂ № 57 и курицы плимутрок 2012. Изображен в еще не вполне развитом петушином наряде.

Orloff × Plymouth-Rock F₁ cockerell № 2344.

Строение половых хромозом: asuke, atuge, atrage, suke, tuge, trage, trufefe

trufefe. Использован при изучении кроссинг-овера между suke, tuge и trage (стр. 57). В седле видно несколько исключительных перьев atuge, atrage (красные непоперечнополосатые) как бы не получившие tuge-trage хромозомы (см. стр. 28). Suke выражен в слабом развитии хвоста.

От отца отличается следующей частью формулы: suke₁, suque₁, tifa₁, tuge₁, tule₁(?) trage₁, truklage₁, weque.

Таблица 9-ая. Курица № 2309, F₂ павловско-орловского скрещивания. (От ♂ 2018 × ♀ 2019, см. табл. 13 ф. 1 и 2). The hen № 2309, F₂ Pavloff ♀ × Orloff ♀ (from F₁ ♂ 2018 and ♀ 2019 see table 13 fig. 1 and 2).

Главная часть формулы: gidu, sune sunu₁, suque₂, suso, tifa, tofa, atuge, trakla, trase, trasi₁, trate, trufefe, truklake, wele₁, wene, weque;

«Зачесанный хохол» от соединения asune-sunu, имевшегося у орловцев и sune-asunu, имевшегося у павловцев.

Характерный «неясный павловский» рисунок благодаря соединению trakla, trasi, (см. стр. 25 и 36).

Таблица 10-ая. Курица № 2310, полная сестра предыдущей, The hen № 2310, full-sister of foregoing.

Иллюстрация расщепления в F₂: от сестры отличается частью формулы:

gidu₂, sunu₂, asuso, atrase, awele, awene (см. стр. 37).

Таблица 11-ая. Петух № 2474 брат предыдущих.

The cock № 2474, brother of foregoing.

Tuge, tofa, atifa, tule. Иллюстрация возникновения в F₂ новых комбинаций, резко отличающихся по внешности как от поколения P (родительского, т.-е. от пород павловской и орловской), так и от поколения F₁ (см. табл. 13 фиг. 1 и 2). О природе красных плеч см. стр. 36.

Таблица 12-ая. Петух и курица павловской серебристой породы. Петух № 157 отец всех F₁ гибридов. (Табл. 13—15). The cock and the hen of Silver Pavloff breed.

Adiquo, agidu, agoqua, rane, arano, arete; sudi₂, asuke, asuki, asukli, asule, asuli, asuma, sune₂, asunu, suque₂, asuso, asusu, asusta, asusti, asuti; tedu₂, tefa₂, tifa₂, atine, atode, atodi, tofa₂, atofe, tuge, tule (?), atrage, atrakla, trale (?), trase₂, atrasi; atrudune, atrufefe, trufefe₂, atruklage, truklake₂, atrule, trunu₂, wele₂, awene, aweque, awera; о яйценоскости см. стр. 119; об инкубационных свойствах см. стр. 108; о скелете см. стр. 91; об окраске см. стр. 36; о лохмоности см. стр. 46.

Таблица 13-ая. 1. Петух № 2018 F₁ павловско-орловского скрещивания от ♂ № 157 (табл. 12) и ♀ № 179, ситцевой орловской. The cock № 2018, F₁ Pavloff ♂ × orloff ♀ cross.

2. Курица № 2019, сестра предыдущего, но от курицы № 173 (см. табл. 3).

The hen № 2019, half-sister of foregoing (from Pavloff cock № 157, table 12 and Orloff hen № 173, tab. 3).

3. Курица № 2005, полная сестра предыдущей. The hen № 2005, full-sister of foregoing.

Обратить внимание на расщепление, обнаруженное чистопородной курицей № 173: дочь ее № 2019 gidu, sunu, а дочь № 2005 agidu-asunu: именно в данном случае была обнаружена связь формы ноздрей и формы хохла, о чем см. стр. 60; сравни серебристую (tuge) чернобелую окраску курицы № 2019 с золотистой (atuge) чернорыжей окраской ее дочерей № 2309 и 2310, табл. 9 и 10. Ср. trasi, trakla, = окраску кур с trasi, atrakla = окраской птиц таблицы 14-ой.

4. Курица № 2388, от обратного скрещивания курицы № 2005 (эта же таблица fig. 3) с павловским петухом № 157-ым. The hen № 2388, back-cross Pavloff ♂ × 2005 ♀ (Pavloff ♂ × Orloff ♀). От материнской окраски отличается заменой trasi на atrasi; от павловской окраски (ср. табл. 12 фиг. 2) вероятно наличием trakla-гена. Лохмоность исчезла благодаря замене asuso на suso.

Таблица 14-ая. 1 и 2. Петух и курица F₁ павловско-индобоюцового скрещивания.

The cock and the hen F₁ Pavloff ♂ × Indian Game cross.

Сравни с F₁ орловско-индобоюцового скрещивания (табл. 5 и 6). Доминирование бак (suque₁), хохла (sune), зачесанной формы хохла и норм. ноздрей (gidu, sunu), голых ног (suso₁), блестящего плотного оперения (suli₁;) кажущееся неожиданным появление

чисто черных кур от скрещивания черно-белого павловца с черно-рыжей индобойцовой объясняется так:

$tifa_2 \text{ atrasi} \times \text{atifa}, \text{trasi}_2 \longrightarrow \text{tifa}, \text{trasi}.$

3 и 4. Петух и курица F_1 павловско-миноркского скрещивания.

The cock and the hen F_1 Pavloff ♂ × Minorca ♀ cross. Скрещивание сходное с предыдущим. Разница в окраске петухов не объяснена (ср. стр. 35). Гребень $Wele_1$, $aweque$, $awene$. Доминирование белых ушей ($trudique$).

Таблица 15-ая. 1 и 2. Петух и курица F_1 павловско-фаверолевого скрещивания.

The cock and the hen F_1 Pavloff ♂ × Faverolls ♀ cross. Окраска как на табл. 13 $tifa_1$, $trasi_1$, $trakla_1$, но белый цвет развит сильнее (см. стр. 34). Лохмоность $suso_1$, $susta_1$; Доминирование полидактилии.

3 и 4. Петух и курица F_1 павловско-бентамочного скрещивания.

The cock and the hen F_1 Pavloff ♂ × English bantams ♀.

Лохмоность $asuso$, $susta_1$; окраска как на таб. 13: 1, 2.

Таблица 16-ая. 1. Курица № 669 F_1 гудан × орловского скрещивания.

The hen F_1 Goudan ♂ × Orloff ♀ cross. Появление сплошной окраски в результате скрещивания двух «ситцевых» пород.

Чистопородный гудан оказался гетерозиготным по $tifa$, т. к. эта курица— $atifa$. Ее своеобразная окраска с участием $tine$ наследуется далее по доминантному типу, но не проанализирована достаточно для установления окончательной формулы (ср. стр. 26).

2. Курица F_2 павловско-орловского скрещивания.

The hen F_2 Pavloff ♂ × Orloff ♀ cross.

Очень мелко-рябая черно-золотистая курица с очевидным участием $tifa$, $tifa$, $trakla$, $atuge$, подобно сестре 2309 (табл. 9) однако очень резко от нее отличающаяся. Генетика этого отличия остается неясной, указывая на то, что генетическое отличие окраски павловской и орловской пород еще более сложно, чем это выяснено до настоящего времени.

3. Курица F_2 павловско-орловского скрещивания.

The hen F_2 Pavloff ♂ × Orloff ♀ cross.

Чисто-черная с золотыми краями гривы. Исчезновение пестроты свойственной F_1 поколению (см. табл. 13) и части F_2 (табл. 9 и 10). Вероятная формула $tifa$, $atrakla$, $trasi$ (см. стр. 25).

4. Курица F_1 Фавероль ♂ × орловского скрещивания.

The hen F_1 Faveroll ♂ × Orloff ♀ cross.

Для сравнения с F_1 павловско × фаверолями, табл. 15-ая: 1 и 2. Почти полная редукция лохмоности ($susta_1$) при переходе в гетерозиготное состояние; ясное доминирование $rete$.

Таблица 17-ая. 1. Петух № 2015 F_1 орловский ♂ × орпингтон буфф ♀.

The cock F_1 Orloff ♂ × Orpington buff ♀.

Рыжая окраска, вызванная присоединением к формуле петуха 57 (табл. 1) $tifa$ -гена. Исчезновение черной груди. Белые баки благодаря $trate$. Доминирование белых ног ($trufele$). Гребень $aweue-weque_1$ благодаря $wene$ -гетерозиготности отца; двойные шпоры ($gano$) еще плохо заметны. В более позднем возрасте они изображены на рис. 3 стр. 11.

2. Курица № 2311 дочь предыдущего и орловской курицы (обратное скрещивание).

The hen from back-cross of foregoing F_1 cock and pure Orloff-hen.

Рыжая $tifa$ -окраска сильно затемненная мелким черным рисунком совершенно непонятного генетического происхождения (см. стр. 40). Прекрасно видны белые «искры» на голове, баках и кое-где по оперению ($trate$). Гребень $wene_1$, $weque$

Таблица 18-ая. Типы оперения ног:

1 и 2 «павловская лохмоность» $asuso$, снаружи и внутри нога курицы № 2310, табл. 10 (см. стр. 47).

3. Голая нога петуха № 614, куропатчатого виандотта с «пяточными пучками» $susti$. См. стр. 45.

4. Оперенная нога петуха № 1210, F_1 Брама × виандотта куроп. с «пяточными пучками» $susti$. См. стр. 45.

5—6. Ноги петухов-братьев №№ 1210 и 1215 F_1 . Светлый брама ♂ × виандотт куропатчатая ♀;

лохмоность с «концевыми пучками» ($suso_2$, $susta_1$, $susu_1$) на средних пальцах. Разница в степени оперенности двух братьев является вероятно фенотипной.

7—8. Нога белого кохинхина № 1030 снаружи и внутри ($Asuso$, $susta$).

Таблица 19-ая. Типы гребней. Some forms of the combs.

1. Гребень простой или листовидный ($aweue$, $aweue$, $aweue$).

2. Гребень листовидный с коронкой ($wera$), курица англобойцовая № 631, мать петуха 1025 (следующий рисунок).

3. Гребень листовидный с коронкой ($aweue$, $aweue$, $aweue$, $wera$). Англобоек ♂ № 1025.

4. Голова петуха № 1210, F_1 Брама-виандотта с гребнем орловской породы, полученным однако синтетически соединением $weque$ (от Брама) и $wene$ (от виандотта).

Таблица 20-ая. Типы гребней. Some wele-forms of the combs.

1. Голова павловского петуха с недоразвитым гребнем ($agidu$, wel_2 , $aweue$, $aweue$, $aweue$), высокими ноздрями и сплюснутым хохлом.

2. Гребень листовидный игрековидный (wel_1 , $aweue$, $aweue$, $aweue$) вид сбоку.

3. Гребень стручковый рудиментарный, вид сверху ($agidu$, wel_2 , $weque$, $aweue$).

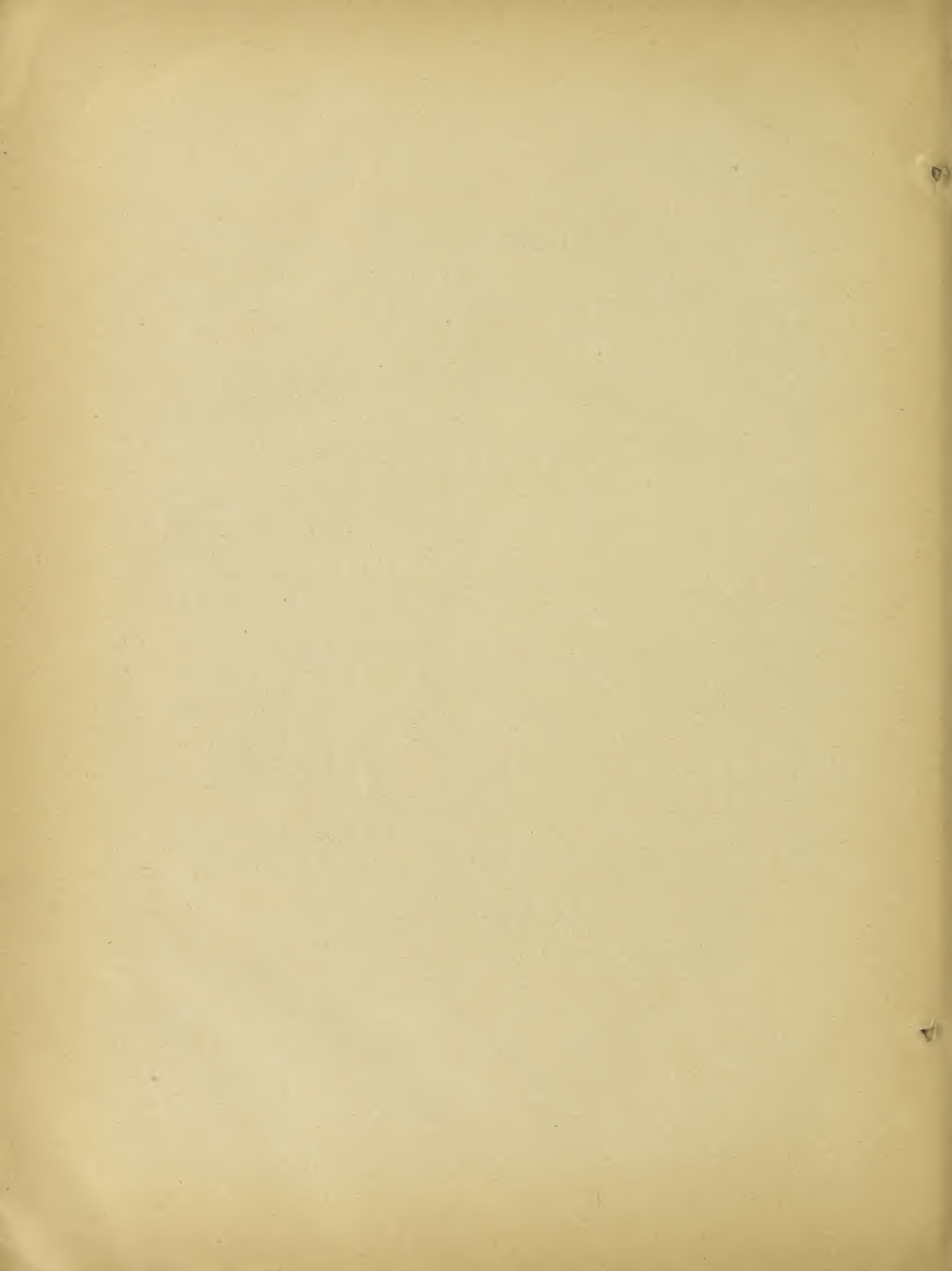
4. Гребень стручковый игрековидный (wel_1 , $aweue$, $weque$).

5. Гребень розовидный игрековидный (wel_1 , $wene$, $aweue$).

УКАЗАТЕЛЬ ГЕНОВ

Index of the genes

| Название генов genes. | Страницы — pages. | Название генов genes. | Страницы — pages. |
|-----------------------------|---|-----------------------------|---|
| dique. . . . | 10 | tode | 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 62, 63, 64, 67, 68, 72, 73 |
| diqui. . . . | 10 | todi | 14, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 63 |
| diquo. . . . | 10 | tofa | 14, 16, 19, 20, 21, 23, 26, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 67, 68, 73 |
| fagige. . . . | 10 | tofe | 14, 16, 21, 29, 30, 31, 64 |
| fagike. . . . | 10, 56, 120 | tone | 14, 16, 22, 29 |
| fora. . . . | 10, 15, 62, 64 | trage | 14, 16, 17, 18, 20, 24, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 55, 57, 58, 59, 64 |
| gidu. . . . | 10, 13, 15, 49, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 69, 70, 71 | trakla | 14, 16, 17, 18, 23, 24, 25, 27, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 57 |
| goqua | 11 | trale | 14, 16, 17, 18, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35 |
| kese. . . . | 11, 13, 61, 62, 64 | trase | 14, 16, 17, 18, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35 |
| nige | 11 | trasi | 14, 16, 17, 18, 20, 27, 28, 29, 30, 34, 35, 57 |
| nigi | 11 | trate | 14, 16, 17, 18, 26, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35 |
| nigo | 11 | trudune | 14 |
| nigu | 11 | truduque | 14 |
| pete. . . . | 11 | trufege | 14, 56, 57, 64 |
| rane | 11 | trufe | 15, 68, 72, 73, 120 |
| rano | 11 | truklade | 15, 107, 108 |
| rese | 11, 14, 64 | truklage | 15, 107, 108 |
| rete | 8, 12, 49, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74 | truklake. . . . | 15, 62, 64, 67, 107, 108 |
| reteke | 12 | truklama | 107 |
| rode | 12 | trule | 8, 15, 16, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 74 |
| sudi. . . . | 12 | trunu | 15 |
| sufa | 12 | tuge | 14, 16, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 55, 57, 58, 59, 64, 120 |
| suke | 12, 55, 57, 58, 59, 64, 86, 87 | tule | 14, 15, 16, 17, 19, 22, 23, 24, 25, 27, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 56 |
| suki | 12, 85, 87 | waba | 15 |
| sukli | 12, 66, 68, 72, 74 | wede | 15 |
| sule | 13, 65, 66, 68, 73, 74 | wele | 11, 13, 15, 59, 60, 61, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74 |
| suli | 13, 88 | wene | 13, 15, 49, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 73, 74 |
| suma | 13, 21, 64 | weque | 15, 49, 66, 68, 71, 72, 73, 74 |
| sune | 13, 61, 65, 66, 67, 68, 70, 71, 72, 73 | wera | 15, 66, 67, 68, 73 |
| sun | 13 | wexa | 15 |
| sunu | 13, 60, 61, 62, 64, 67 | A. | 93, 94 |
| suque. . . . | 13, 65, 68, 69, 70, 71, 72, 73 | B. | 93, 94 |
| suse | 13 | C. | 93 |
| suso | 13, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 65, 66, 68, 70, 71, 72, 73, 94, 120 | L ₁ | 10 |
| susu | 13 | L ₂ | 10 |
| susta | 13, 14, 49, 51, 52, 53, 64, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73 | | |
| susti | 15, 45, 46, 68, 73, 74 | | |
| suti | 14 | | |
| tedu | 9, 14, 16, 17, 18, 20, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 65, 66, 67, 68, 72, 73, 74 | | |
| tefa | 9, 14, 16, 17, 18, 29, 30 | | |
| tifa. . . . | 10, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 49, 62, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 94, 120 | | |
| tine | 14, 16, 24, 29, 30, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 57, 68, 73 | | |



ОГЛАВЛЕНИЕ

Tables of contents.

| | Стр. | | Стр. |
|--|---------|--|---------|
| 1. Кольцов, Н. К.—Предисловие | 1—3 | 4. Сахарова, Л. Н.—Генетика скорости оперения кур. | 77—87 |
| Koltzoff, N. K.—Preface | 125 | Saharova, L. N.—Genetics of the rate of feathering. | 130 |
| 2. Серебровский, А. С.—Исследование по генетике курицы. | 3—74 | 5. Васина, Е. Т.—О наследовании плотного оперения кур. | 88 |
| Serebrovsky, A. S.—Studies on the genetics of the domestic fowl. | 125—129 | Wassina, E. T. The inheritance of close-feathering. | 131 |
| <p>I. Введение (3). Рецессивные анализаторы (5). Номен- клатура генов (8). Краткий обзор генов домашних кур (10).</p> <p>The Nomenclature. Brief list of the genes of poultry.</p> <p>II. Генетика окраски оперения кур (16). Пегость у кур (28). О классификации генов окраски (28). О сходствах генов окраски (30). Краткий обзор ком- бинаций генов окраски (30).</p> <p>Genetics of the colour of the plumage and of the down.</p> <p>III. Генетика оперения ног кур (44). Genetics of the leg-feathering.</p> <p>IV. Вопросы генетической топографии курицы (55). Половая хромосома (55). Вопросы топографии ауто- зом (59). Кроссинг'овер в аутозом кур-самок (67). The topographical genetics of poultry.</p> | | 6. Промптов, А. Н.—Генетика строения таза кур. . | 89—95 |
| | | Promptov, A. N.—The genetic analysis of the structure of the pelvis by domestic fowl. | 131 |
| | | 7. Серебровский, А. С.—О наследовании величины эритроцитов. | 95 |
| | | Serebrovsky, A. S.—The inheritance of the size of the erythrocytes. | 131 |
| | | 8. Савич, Н. Г.—Содержание каталазы в крови кур. . | 96—99 |
| | | Savitsh, N. G.—Inheritance of the contents of the catalasa in the fowls. | 132 |
| | | 9. Соколов, М. Р.—Генетика роста и величины кур. . | 100—101 |
| | | Sokolov, M. R.—Genetics of the growth and size of the fowls. | 132 |
| | | 10. Серебровские, Р. И. и А. С.—Генетика яйца и яйценоскости. | 102—121 |
| | | Serebrovsky, R. I. and A. S.—Studies on the genetics of the egg and egg-laying. | 132 |
| | | 11. Библиография (Bibliography) | 133—137 |
| | | 12. Об'яснение к таблицам рисунков. | 139 |
| | | Explanation to the plates. | |
| 3. Живаго, П. И.—О хромосомах кур. | 75—76 | 13. Указатель генов. | 141 |
| Schiwago, P. I.—The chromosomes complexes in the somatic cells of the male and female of domestic chicken. | 129 | Index of the genes. | |



Табл. 1. Петух Орловский алый.



Табл. 2. Курица Орловская алая (ореховая).



Табл. 3. Курица Орловская ситцевая.



Табл. 4. Курица Орловская багряная.



Табл. 5. Петух гибрид F_1 — поколения от Орловского алого ♂ × Индийской бойцовой ♀.



Табл. 6. Курица гибрид F_1 — поколения от Орловского ситцевого ♂ × Индийской бойцовой ♀.



Табл. 7. Курица Индийская бойцовая.



Табл. 8. Петух гибрид F_1 — поколения от Орловского ♂ × плимут-рок ♀.



Табл. 9. Курица гибрид F_2 — поколения от Павловского ♂ × Орловской ♀



Табл. 10. Курица гибрид F_2 — поколения от Павловского ♂ × Орловской ♀.



Табл. 11. Петух гибрид F_2 — поколения от Павловского ♂ × Орловской ♀.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 1.



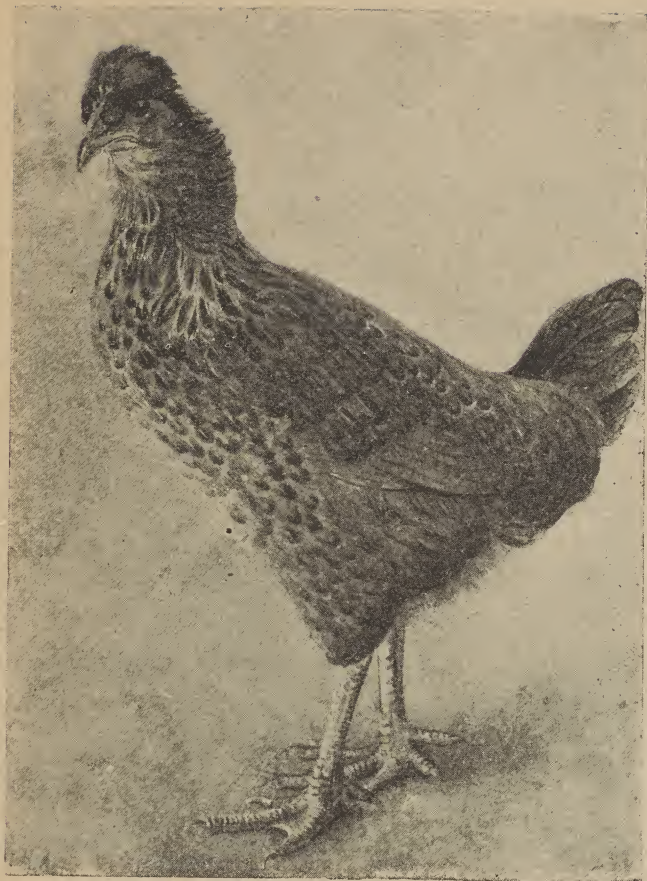
Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 5.



Фиг. 6.



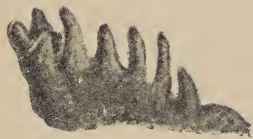
Фиг. 7.



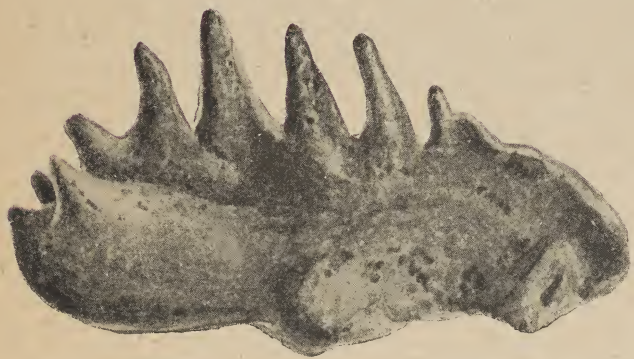
Фиг. 8.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.



Фиг. 4.



Фиг. 5.

ОПЕЧАТКИ.

| Страница | Столбец | Строка | Напечатано | Надо |
|----------|---------|-------------------|---|---|
| 10 | правый | 16 сверху | Coodale | Goodale |
| 11 | » | 19 снизу | Polyelectron | Polyplectron |
| 21 | левый | 19 » | морфогетическая | морфогенетическая |
| » | правый | 6 » | MMhhN ¹ N ¹ | FMHhN ¹ N ¹ |
| 27 | левый | 33 сверху | этого пера | этого пятна |
| 53 | » | 40 » | ТТЛлЛ ¹ × ТТлл ¹ Л ¹ | ТТЛлЛ ¹ л ¹ × ТТллл ¹ л ¹ |
| » | » | 47 » | ТТЛлЛ ¹ × ТТЛл | ТТЛлЛ ¹ л ¹ × ТТЛлл ¹ л ¹ |
| 56 | » | 4 » | 1910 | 1919 |
| » | » | 6 снизу | I ₂ | L ₂ |
| 57 | » | 27 » | 25% alb | 25% aabb |
| » | правый | 12 сверху | trage, suke | trage и suke |
| » | » | 31 снизу | 48 ± %% | 48 ± 8.7 ⁰ / ₀ |
| » | » | 21 » | 41 ± % | 41 ± 8.5 ⁰ / ₀ |
| » | » | » » | 4 ± % | 44.8 ± 6.1 ⁰ / ₀ |
| 60 | левый | 5 сверху | 33% | 33 |
| 63 | правый | 16 сверху и след. | ...о...у...дикая | о...У...дикая |
| | | | ...о...у... } переходные | О...У... } переходные |
| | | | о...у... } переходные | о...у... } переходные |
| | | | о...у...андалузская | О...у...андалузская |
| 70 | правый | 6 снизу | suque | asuque |
| 71 | левый | 6 » | tifa | atifa |
| 72 | » | 21 сверху | asuso | suso |
| 85 | правый | 1 снизу | 2125 | 2123 |
| 88 | левый | 11 » | 0.80 | 9.80 |
| 91 | правый | 25 » | bF ₂ | в F ₂ |
| 92 | левый | 22 сверху | 57,7 | 57,1 |
| 93 | правый | 37 » | 3,1 | 3,4 |
| » | » | 11 снизу | 4,3 | 4,5 |
| 94 | левый | 8 сверху | 9,6 | 9,4 |
| » | » | 13 » | 22,2 | 22,3 |
| » | » | 14 снизу | 2302 | 2303 |
| » | » | » » | 9 | 11 |
| 95 | » | под таблиц. | 2122 | 2123 |

Folio

47

Anikovskaia geneticheskaiia stantsiia.

An5

Genetics of domestic fowl.

1926.

OCT 19 1927

OCT 28 1927

(Walter Landauer)

Storrs. Ag. Exp. Sta.

192 Storrs, Co. 1928

APR 14 1932

APR 14 1932

JAN 20 1933

JAN 24 1933

MAR 24 1939

Library U.S. Charge

Nat. Museum to Schwarz

MAY 12 1939

Ernst Schwarz

Has desk in Nat. Mus.

200601

8-2432



